

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Ю.Т.Дьяков

ВВЕДЕНИЕ В АЛЬГОЛОГИЮ И МИКОЛОГИЮ



Издательство Московского университета

Ю.Т.Дьяков

ВВЕДЕНИЕ В АЛЬГОЛОГИЮ И МИКОЛОГИЮ



Допущено Министерством образования Российской Федерации в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению "Биология" и специальностям "Биология", "Биофизика", "Биохимия", "Микробиология", "Биоэкология"

Издательство
Московского университета
2000

Рецензенты

кафедра ботаники
Московской сельскохозяйственной академии
(зав. кафедрой *А.В. Чичев*);
докт. биол. наук проф. *Н.П. Черепанова*

Дьяков Ю.Т.

Д 93 Введение в альгологию и микологию: Учеб. пособие. —
М.: Изд-во МГУ, 2000. — 192 с.

ISBN 5—211—04156—9

В книге содержатся сведения из области молекулярной биологии, биохимии, цитологии, морфологии, физиологии, экологии и практического использования грибов и водорослей, а также современные их системы, отсутствующие в других отечественных руководствах.

Для студентов биологических специальностей вузов.

УДК 582.28
ББК 28.591

ISBN 5—211—04156—9

© Дьяков Ю.Т., 2000

Задача этой книги — дать студенту общее представление о двух больших группах низших организмов — грибах и водорослях. Руководства по низшим растениям посвящены, как правило, систематическому описанию наиболее типичных, распространенных или экономически важных организмов. Необходимость таких руководств неоспорима, однако, уделяя внимание изучению конкретных видов и родов, студент нередко теряет общую перспективу, забывая, что эти организмы и их группы — неразрывная составная часть более крупных филогенетических и экологических группировок. Поэтому в данном пособии основное внимание уделено общим характеристикам крупных таксонов — отделов водорослей, классов грибов. Эти характеристики не собраны вместе, а приведены в разных разделах, посвященных биохимии, цитологии, морфологии, физиологии, что позволяет показать эволюционные связи между таксонами, общую перспективу эволюции признаков и процессов, их адаптивность. Учитывая огромное значение исследования адаптаций, я старался дать не просто представление о биохимии, морфологии, физиологии грибов и водорослей, но, где возможно, и рассказать о *функциональной* биохимии, морфологии, физиологии и т.д., чтобы студент, знакомясь с особенностями химического состава и строения, понимал их значение в жизни организма и был подготовлен к постановке подобных вопросов перед изучаемым объектом в будущем.

Наше время требует от студентов четкого представления о путях практической реализации избранного научного направления. Поэтому проблемы практического использования грибов и водорослей также нашли отражение в книге.

И еще одно важное обстоятельство: в учебном пособии, в отличие от научного обзора, достойное место должны занимать «вечные истины». Вместе с тем учебник должен указывать на перспективы развития науки. Сочетание этих двух составляющих учебного пособия при сохранении разумного объема книги чрезвычайно важно. Данное пособие — лишь введение в альгологию и микологию. Оно дополняет хорошо зарекомендовавшие себя руководства, список которых приведен в конце книги.

Автор благодарен профессору Л.В. Гарибовой и доценту Г.А. Беляковой (каф. микологии и альгологии МГУ), профессорам Н.П. Черепановой и Н.И. Стрельниковой (каф. ботаники СПб.ГУ), доценту Л.С. Родман и ассистенту А.Н. Смирнову (каф. ботаники ТСХА), которые помогли устранить фактологические и методологические недочеты, а также профессору Л.И. Лотовой и доценту А.Н. Сладкову (каф. ботаники МГУ), сделавшим серьезные редакционные замечания.

Водоросли — предмет изучения раздела ботаники — *альгологии* — и грибы, которые изучает *микология*, широко распространены в природе, играют огромную роль в круговороте веществ и энергии и приобретают все большее значение в хозяйственной деятельности человека. По крайней мере некоторые группы грибов и водорослей связаны происхождением и, будучи низшими эукариотами, имеют черты сходства в морфологии, ультраструктуре, физиологии, а также в способах лабораторного культивирования и исследований. Некоторые грибы и водоросли образуют в природе ассоциации симбиотических организмов — лишайников, около 20 тыс. видов которых занимают специфические экологические ниши во всех климатических зонах земного шара, но доминируют в высоких широтах.

Традиционно грибы и водоросли вместе с лишайниками, миксомицетами и бактериями объединяют в группу “низших растений”, т.е. организмов растительного типа, но не имеющих истинных тканей и листостебельной организации. Их называют *талломными* растениями, в отличие от *сосудистых* высших растений, а их вегетативное тело — *талломом*. Деление организмов на растения и животные возникло со времен Аристотеля. Первые ведут прикрепленный образ жизни и, как сейчас известно, имеют покрытые оболочками клетки, в которых происходит фотосинтез. Вторым присущ подвижный образ жизни, и они поедают пищу. Однако если эти критерии вполне годятся для разделения высших растений и животных, то отнесение к растениям или животным низших форм не столь однозначно. Грибы не имеют фотосинтеза, большинство видов водорослей не ведут прикрепленного образа жизни, а находятся в толще воды, миксомицеты не имеют клеточных оболочек, а большинство бактерий не фотосинтезируют и не прикреплены к субстрату, хотя их клетки покрыты оболочками. Поэтому уже в конце прошлого века знаменитый натуралист Эрнст Геккель усомнился в правомочности отнесения низших организмов к растениям или животным. Например *Volvox* (см. рис. 23, 4) представляет собой шарообразную колонию, образованную фотосинтезирующими покрытыми оболочками клетками с жгутиками и светочувствитель-

ным глазом, позволяющим двигаться направленно к свету. Ботаники рассматривают его среди водорослей, а зоологи — среди простейших животных, причем и те и другие приводят достаточно аргументов в пользу своей точки зрения. По этой причине Э. Геккель предложил выделить третье царство — *протистов*, т.е. одноклеточных и колониальных организмов, в дополнение к двум царствам тканевых организмов — растений и животных. Низшие растения распределились в основном в царстве протистов.

Развитие цитологии показало существование принципиальных различий не между растениями и животными и не между талломными и тканевыми организмами, а между организмами, имеющими и не имеющими ядра, т.е. между эу- и прокариотами. Прокариоты в отличие от эукариотов не имеют ядра и хромосом; других органелл, покрытых мембраной (митохондрий, хлоропластов); таких цитоплазматических структур, как тельца Гольджи и микротрубочки; комбинации ДНК и РНК с белками; 80S рибосом (у них более легкие 70S рибосомы); настоящего полового процесса. Поэтому Х. Копеленд в 1938 г. выделил 4-е царство — *монера*, в которое он включил всех прокариотов, т.е. бактерий, актиномицетов и синезеленых водорослей. Получилась система, в которой низшие растения входят в состав монер (синезеленые водоросли), протистов (грибы, миксомицеты, одноклеточные и колониальные водоросли) и растений (многоклеточные водоросли).

Деление на царства, сделанное Х. Копелендом, также подверглось критике, вследствие которой начался новый “перedel мира”. Наиболее популярной стала схема Р. Уиттекера (1969), который использовал для разделения организмов на царства 2 критерия — структурный и экологический (рис. 1). На основании первого критерия организмы были разделены на 3 группы: прокариоты, одноклеточные эукариоты и многоклеточные эукариоты. Последние разделяются уже по экологическому принципу — способу утилизации энергии — на фототрофов (растения), осмотрофов, или организмов с абсорбционным питанием (грибы), и зоотрофов (животные). В экологических понятиях — это три основные группы, осуществляющие миграцию веществ и энергии в экосистеме, — продуценты (растения), консументы (животные), редуценты (бактерии, грибы). В схеме Р. Уиттекера “низшие растения” целиком заняли царство грибов и частично — еще три царства: растений, протистов и монер.

В последнее десятилетие для филогенетических построений стали широко использовать сравнение не фенотипов, т.е. морфологических, цитологических, физиологических или биохимических признаков, а генотипов, т.е. строения ДНК. В основе таких

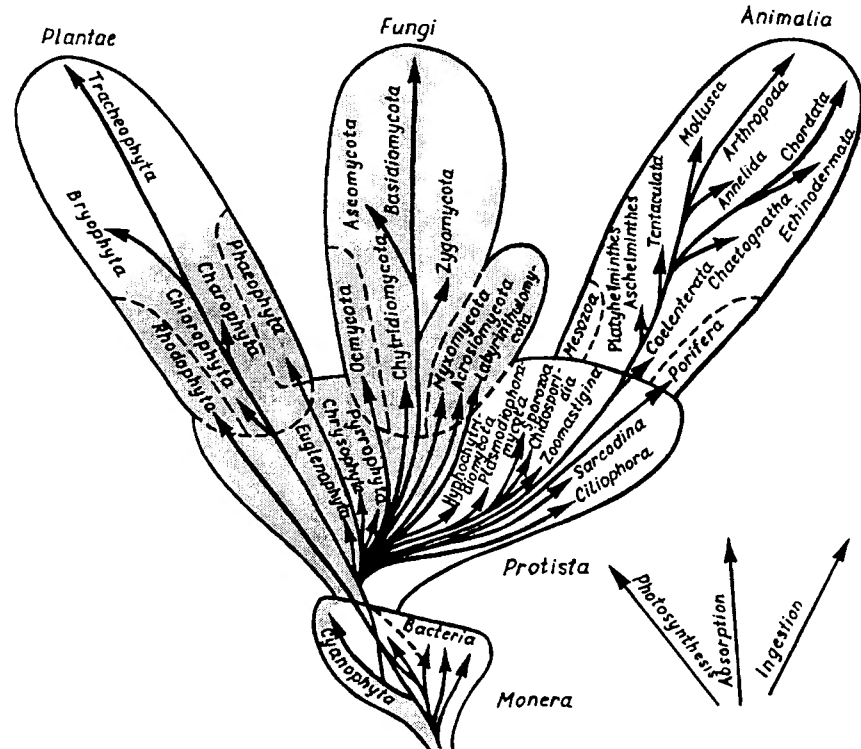


Рис. 1. Схема пяти царств биоты. Темным показано пространство, занимаемое “низшими растениями”

сравнений лежит определение последовательности нуклеотидов (секвенирование) отдельных генов. Необходимо, чтобы эти гены присутствовали у всех сравниваемых организмов и были бы не очень длинными, поскольку секвенирование — трудоемкий и дорогостоящий процесс, а для филогенетических построений необходимо сравнить генетическую структуру многих организмов. Подобным критериям лучше всего удовлетворяют гены, на матрицах которых синтезируются рибосомальные РНК, ибо эти гены, во-первых, короткие, а, во-вторых, есть у всех клеточных организмов. Многочисленные компьютерные программы позволяют на основании полученных данных располагать сравниваемые организмы в виде деревьев, на которых степень сходства определяется длиной ветвей и углом их отхождения. Первые же исследования привели к столь неожиданным результатам, что пришлось пересмотреть многие филогенетические построения, сделанные на основании сравнения фенотипов. Вместо двух больших групп (надцарств) — про- и эукариотов, было обнаруже-

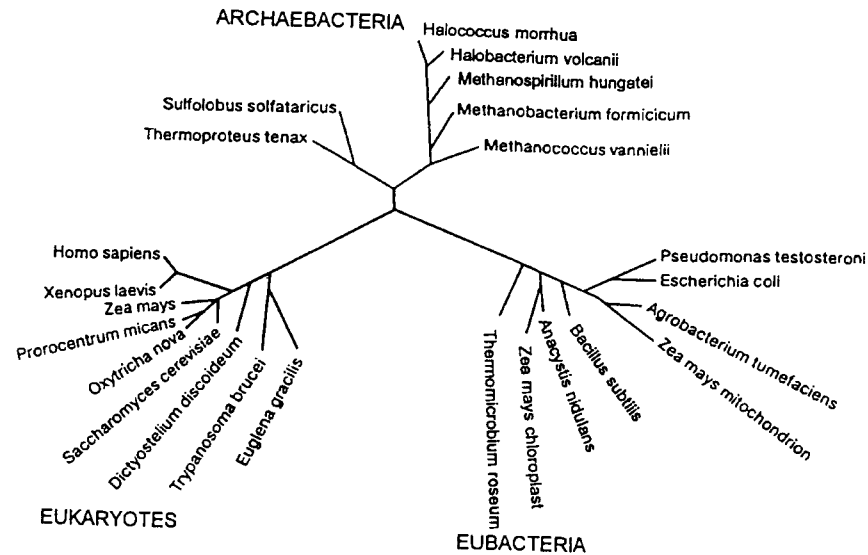


Рис. 2. Филогенетическое дерево биоты, построенное на основании сравнения рибосомальных генов

но существование трех, равноудаленных друг от друга групп — двух прокариотных (археи и эубактерии) и одной эукариотной (рис. 2). Внутри этих групп выделено более двадцати царств, представляющих собой самостоятельно эволюционирующие линии и состоящих из одного или нескольких типов (отделов) каждое¹. Причем если тканевые растения и животные составляют всего два царства, то все остальные объединяют прокариотов и низших эукариотов. В свете сказанного понятие “низшие растения” в том смысле, который традиционно в него вкладывают, является анахронизмом.

Разделение на царства ясно показывают трудности, возникающие при классификации низших организмов. Например, среди одноклеточных водорослей часто встречаются пары организмов, идентичных по строению, но различающихся окраской: *Chlamydomonas* и *Polytoma*, *Chlorella* и *Prototheca*; *Euglena* и *Astasia*; *Cryptomonas* и *Chilomonas*. Первый в каждой паре содержит хлоропласты и фотосинтезирует, второй — бесцветный, не способный к фотосинтезу, питается готовыми органическими веществами. Систематики считают эти пары произошедшими

¹ Куцакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. 1994. Т. 1; 1998. Т. 2.

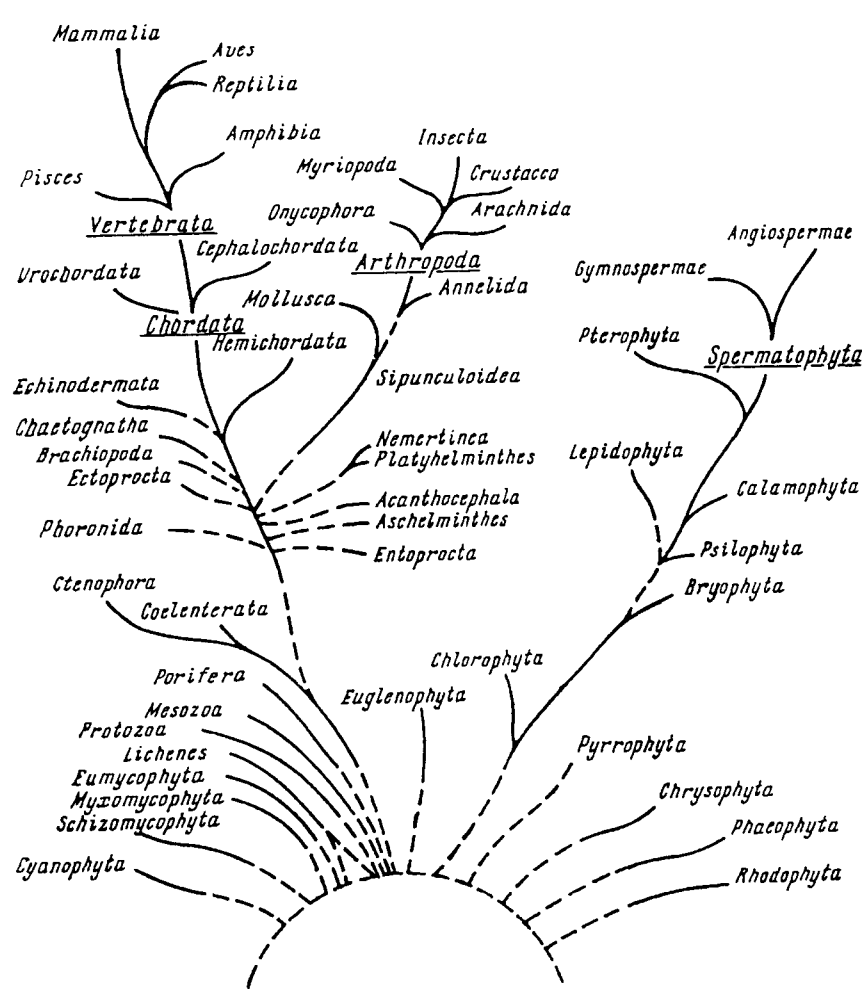


Рис. 3. Филогенетическое дерево биоты, построенное на основании традиционных морфологических признаков (Stafford, 1960)

друг от друга. Таким образом, перейти из одного царства в другое оказывается эволюционно проще, чем из одного семейства в другое. Поэтому, как заметил Г.А. Заварзин¹, создание систем из трех, четырех, пяти царств не продвигает дальше очевидного факта, что признаки, служащие для разграничения больших групп дифференцированных организмов, могут свободно комбинироваться на уровне организмов недифференцированных. Поэтому

¹ Заварзин Г.А. Фенотипическая систематика бактерий. М., 1974.

изображение классификационных схем двух эволюционных линий высших организмов — сосудистых растений и тканевых животных — в виде таксономических древ, не удастся при составлении таких схем для низших (рис. 3). Дело в том, что для построения эволюционного дерева необходимо, чтобы, во-первых, имелись бы четкие данные о направлениях эволюции, т.е. о примитивных и продвинутых признаках, и, во-вторых, разошедшиеся эволюционные линии не сходились. При классификации низших организмов эти правила удастся соблюсти далеко не всегда. Например, на рис. 4 изображены 4 одноклеточные водоросли: *Chlamydomonas* (имеет хлоропласт и жгутики), *Polytoma* (есть жгутики, но нет хлоропласта), *Chlorella* (есть хлоропласт, но не жгутики) и *Prototheca* (не имеет ни хлоропласта, ни жгутиков). Можно предположить, что первичным организмом была наиболее примитивная *Prototheca*, и эволюция шла путем приобретения хлоропласта и жгутиков (причем, с равновероятным предположением о первичном и вторичном приобретениях). С другой стороны, не исключено, что первым из данной четверки организмов был *Chlamydomonas*, а эволюция была обусловлена потерями хлоропласта и жгутиков, причем опять же не ясно, какая потеря была пер-

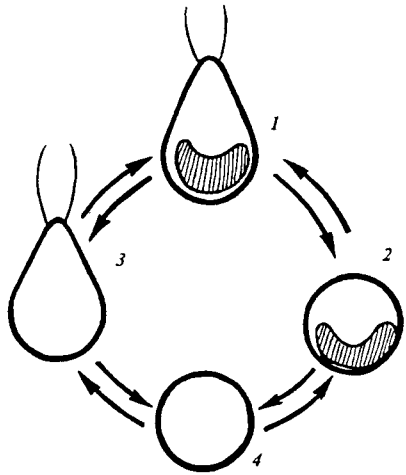


Рис. 4. Параллельные ряды одноклеточных водорослей (1 — *Chlamydomonas*, 2 — *Chlorella*, 3 — *Polytoma*, 4 — *Prototheca*)

вичной, т.е. эволюционные стрелки можно проводить в любом направлении. Таким образом, при несоблюдении указанных требований вместо филогенетического дерева возникает сеть, наподобие периодической системы Менделеева. Поэтому, если расположить некоторые роды водорослей в таблицу, в которой вертикальные ряды различаются по окраске талломов, а горизонтальные — по их морфологии, то получится сеть (рис. 5), причем ботаники 19 в. в качестве основных признаков, разделяющих таксоны высшего ранга, использовали как морфологию (выделяли отделы и классы по горизонтальным рядам), так и пигментацию (красные, бурые, зеленые и т.д.), проводя разделение по вертикальным столбцам.

форма таллома	о к р а с к а т а л л о м а			
	зеленая	желто-зеленая	золотистая	красная
моная	1	2	3	
кокковидная	4	5	6	7
нитчатая	8	9	10	11
пластинчатая	12	13	14	15

Рис. 5. Параллельные ряды морфологической организации в разных отделах водорослей:

1 — *Chlamydomonas*; 2 — *Chlorococcum*; 3 — *Chromulina*; 4 — *Chlorella*; 5 — *Botrydopsis*; 6 — *Epiphyllum*; 7 — *Porphidium*; 8 — *Microspora*; 9 — *Tribonema*; 10 — *Nematocystis*; 11 — *Bongia*; 12 — *Stigeoclonium*; 13 — *Heteropetia*; 14 — *Phaeodermatium*; 15 — *Erythrocladia*

Чем же обусловлен этот параллелизм форм, приводящий в изумление исследователей? Главная его причина — сходство образа жизни и способов питания. Фундаментальный признак, положенный Р. Уиттекером в основу разделения организмов на царства, — способ извлечения энергии, — определяет особенности строения организмов (то, что ботаники называют “жизненными формами”, т.е. формами, наиболее соответствующими условиям жизни). Г.А. Заварзин назвал условия жизни пространством логических возможностей (рис. 6). Первое пространство занимают фототрофы, включающие прокариотных синезеленых водорослей, или цианобактерий (первый круг), эукариотных водорослей (второй круг) и сосудистых растений (третий круг). Между представите-

лями первых двух кругов давно отмечен параллелизм форм. Второе пространство занимают осмотрофы, которые образуют только два круга — прокариотные актиномицеты и грибы. Удивительный морфологический параллелизм между ними также хорошо известен (рис. 7). Отсутствие третьего круга обусловлено, по-видимому, тем, что осмотрофный транспорт не позволяет обеспечить внутренние ткани кислородом и питанием. Наконец, многие черты параллелизма установлены и в третьем пространстве, например, между прокариотными миксобактериями и клеточными миксомицетами (рис. 8), относящимися к “низшим растениям”, но не имеющими четкого таксономического статуса (микологи сближают их с грибами, протистологи — с амебами).

Таким образом, сходный образ жизни обуславливает сходные каналы эволюции. Но этим, по-видимому, не ограничивается генетическое обеспечение пространства логических возможностей. У талломных организмов (прокариотов и низших эукариотов) обнаружены механизмы передачи отдельных генов и даже целых геномов, обеспечивающие быструю адаптацию к условиям жизни:

1. Передача генов с помощью векторов. У бактерий обнаружено большое число кольцевых молекул ДНК, называемых *плазмидами*, которые способны в определенных условиях переходить из одной клетки в другую. Такие переходы не ограничены только внутривидовыми барьерами и могут осуществляться между клетками, относящимися к разным родам и даже семействам. На плазмидах может находиться полезная информация, например, гены устойчивости к антибиотикам, токсинообразования и др. Благодаря плазмидам бактериальное сообщество может быстро приобретать полезные свойства, имевшиеся только у отдельных клеток. У многих грибов также найдены кольцевые и линейные плазмиды в митохондриях, ядрах, цитоплазме. Они могут передаваться от одного организма другому при слиянии нитей мицелия (анастомозах).

2. Симбиогенез. Идея о том, что эукариотная клетка представляет собой набор симбиотически существующих более простых организмов, впервые была высказана почти 130 лет назад известным русским ботаником А.С. Фаминцыным в процессе исследования двойственной природы лишайников и немецким ученым К. Шимпером, обнаружившим саморепликацию пластид в клетках растений. Эта идея была развита ботаниками К.С. Мережковским (1905, 1909) и Б.М. Козо-Полянским (1921, 1924), однако широкое признание она получила лишь после того, как биохимики обнаружили сходство в химической структуре нуклеиновых кислот и белков митохондрий и хлоропластов высших

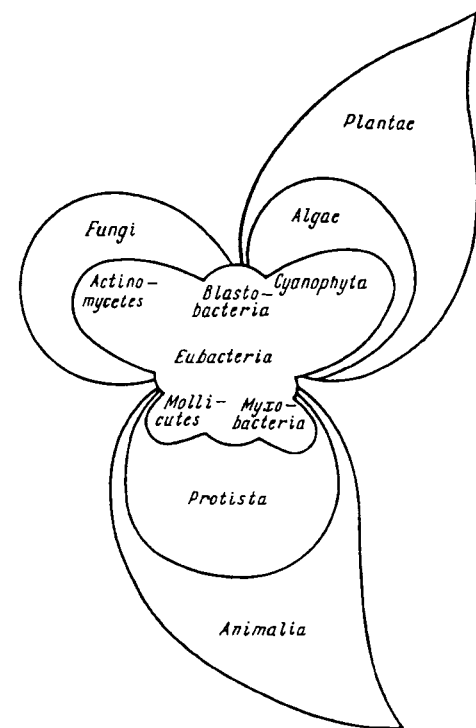


Рис. 6. Пространство логических возможностей (Заварзин, 1974)

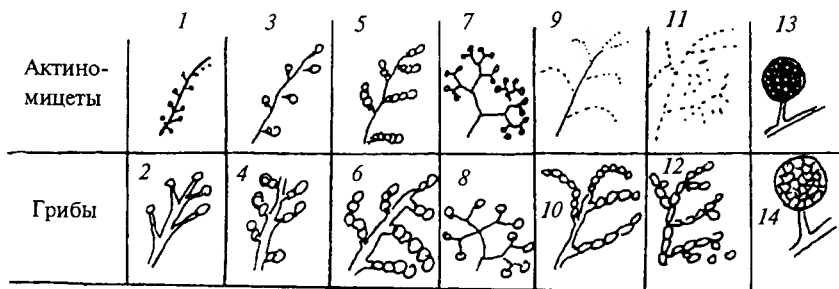


Рис. 7. Морфологические параллелизмы грибов и актиномицетов (Красильников, Калакуцкий, 1965):

1 — *Micronomospora*; 2 — *Monosporium*; 3 — *Waksmania*; 4 — *Trichothecium*; 5 — *Microspora*; 6 — *Torula*; 7 — *Actinobifida*; 8 — *Thamnidium*; 9 — *Actinomyces*; 10 — *Polyscitalum*; 11 — *Proactinomyces*; 12 — *Monilia*; 13 — *Streptosporidium*; 14 — *Mucor*

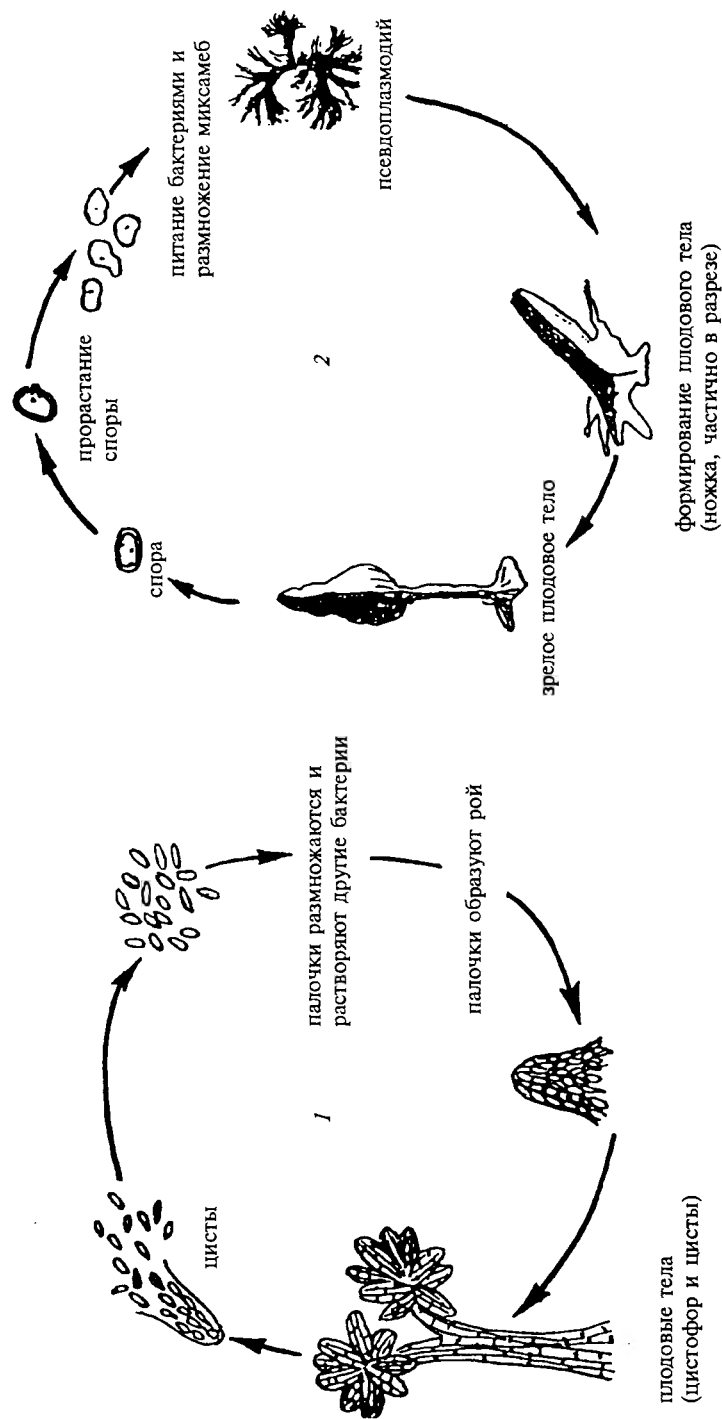


Рис. 8. Жизненные циклы прокариотных миксобактерий (1) и эукариотных диктиостелиомицетов (2)

организмов и прокариотов. Как показано на рис. 2, рибосомальные гены из ядра кукурузы группируются вместе с аналогичными генами других эукариотов, а рибосомальные гены из хлоропластов кукурузы группируются с генами прокариотов, в частности вторые схожи с рибосомальными генами синезеленых водорослей. На основании подобных данных американский цитолог Линн Маргелис¹ построила теорию симбиотического возникновения эукариотной клетки, согласно которой эукариоты произошли от прокариотного предка (современные данные свидетельствуют о том, что вероятнее всего исходной была клетка археи). Включившиеся в эту клетку аэробные бактерии превратились в митохондрии, утратив при этом часть свойств, которые оказались ненужными при внутриклеточном существовании и были "переданы" в геном клетки хозяина. Внутриклеточный обмен генами между ядром и митохондриями был обнаружен у грибов экспериментально. На поверхности симбиотически возникшего комплекса, по гипотезе Маргелис, в качестве эктосимбионта поселились спирохеты, которые затем превратились в жгутики. Их геном также включился в геном хозяйской клетки. Возникли центриоли, микротрубочки, митоз. Хлоропласты произошли из организмов, сходных с синезелеными водорослями, которые захватил предок эукариотных водорослей. Примером такого захвата может быть обитающий в морях простейший организм *Cyanophora paradoxa*, содержащий в клетке цианеллы — фотосинтезирующие органеллы (хлоропласты), напоминающие клетки синезеленой водоросли с рудиментарной клеточной оболочкой. В отличие от цианобактерий у цианелл нет запасных веществ — гликогена и цианофициновых зерен — вследствие быстрой передачи продуктов фотосинтеза хозяину. Цианеллы утратили дыхание, способность к фиксации атмосферного азота; длина их ДНК составляет лишь десятую часть от ДНК свободноживущих цианобактерий и сравнима по размеру с ДНК хлоропластов. Вероятно, часть генов цианобактерий также была передана в ядро клетки хозяина. Например, важнейший фермент, участвующий в темновых реакциях фотосинтеза, рибулозобисфосфаткарбоксилаза состоит из нескольких белковых субъединиц, синтез одной части субъединиц кодируется пластидными генами растений, а другой — ядерными.

Теория эндосимбиотического происхождения эукариотной клетки снимает многие трудности, возникающие при попытках объяснить ее постепенное превращение из прокариотной, и с теми или иными вариациями принята большинством биологов.

¹ Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983.

ГЛАВА 1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ

Термин “водоросли” дословно означает “растущие в воде”. Однако растения, которые мы обычно видим растущими в реках и прудах, не относятся к водорослям, а представляют собой высшие растения, поскольку большая часть пресноводных водорослей имеет микроскопические размеры. Крупные водоросли (макрофиты) преобладают в морях, причем часто обитают на больших глубинах. Многие водоросли обитают не в воде, а в почве, на деревьях, скалах и т.п. Следовательно, водное местобитание, хотя и характерно для большинства водорослей, но не может быть включено в их определение. По определению известного альголога Ф. Фрича (1935), «название “водоросли” должно включать все голофитные организмы, а также их многочисленные бесцветные производные, которые не достигли уровня дифференциации, характерной для архегониальных растений». Уточним, что следует понимать под словом “голофитные” (похожие на растения). Прежде всего — способность к фотосинтезу. Но такой способностью обладают и некоторые бактерии (например, пурпурные), которые, конечно, не являются водорослями. Казалось бы поэтому можно уточнить определение, данное Фричем, прибавив к нему одно слово: “эукариотные голофитные организмы”. Но тогда из группы водорослей придется исключить синезеленые, имеющие прокариотное строение клетки. Однако такое исключение неправомерно вследствие эколого-физиологических особенностей синезеленых водорослей. Все фотосинтезирующие эукариоты и синезеленые водоросли имеют в качестве фотосинтезирующих пигментов хлорофиллы, в то время как фитосинтезирующие бактерии содержат бактериохлорофиллы, отличающиеся от первых химическим составом и спектральными характеристиками; в качестве донора водорода у всех фотосинтезирующих эукариотов и синезеленых водорослей используется вода, вследствие чего в процессе фотосинтеза выделяется свободный кислород, а фотосинтезирующие бактерии используют более восстановленные источники — водород, сероводород, органические соединения и являются анаэробами. Мо-

В дальнейшем появились данные о том, что симбиоз возникал неоднократно и между эукариотными организмами, причем возможен двойной и даже тройной эндосимбиоз, вследствие которого клетки некоторых организмов, подобно матрешкам, содержат вставленные друг в друга более мелкие клетки. Многие одноклеточные эукариотные водоросли (зеленые, золотистые, динофитовые) выполняют функции хлоропластов у морских и пресноводных беспозвоночных животных и получили название зоохлореллы (зеленые) и зооксантеллы (золотистые). В клетках некоторых парамеций содержится до 1000 водорослевых клеток, обмен веществ которых изменен в направлении, благоприятном для хозяина. Они теряют в окружающую среду (клетку хозяина) до 80% продуктов фотосинтеза, против 10—20% у свободноживущих форм, не имеют жгутиков, размножаются только делением. А гастронидный моллюск *Elysia viridis* при поедании зеленой макроскопической водоросли *Codium fragili* переваривает все ее содержимое, кроме хлоропластов, которые длительное время (до 3 мес.) функционируют в теле животного.

Перемещающиеся генетические элементы и эндосимбиоз могут вносить существенный вклад в морфологический и химический параллелизм, известные в мире низших эукариот, в их конвергентную эволюцию. Эту мысль подчеркивал известный генетик Р.Б. Хесин¹, писавший, что благодаря этим процессам “генофонды всех организмов объединены в общий генофонд всего живого мира”. Вместе с тем эндосимбиоз как генеральная линия макроэволюции низших организмов значительно затрудняет построение их классификационных схем, показывает условность отнесения многих организмов к таксонам, созданным на основании учета ограниченного числа признаков.

¹ Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1985.

жет быть, поэтому, несмотря на прокариотное строение клеток, талломы (вегетативные тела) синезеленых водорослей больше похожи на водорослевые, чем на скопления бактериальных клеток.

Итак, к водорослям относят синезеленые водоросли, или цианобактерии; зеленые водоросли, которые представляют собой наиболее вероятных предков высших растений и могут рассматриваться в единстве с ними (линия Chlorophyta—Metaphyta); многочисленные тупиковые группы эукариотных фототрофных организмов, ведущих преимущественно водный образ жизни; бесцветные формы, произошедшие, по-видимому, от окрашенных предков. Таким образом, ни о какой филогенетической общности водорослей не может быть и речи. Понятие “водоросли” включает большое число независимо эволюционирующих линий, точная цифра которых не известна. Альгологи единодушны в определении круга одних отделов, но по-разному относятся к объему других. Поэтому ниже выписана система водорослей, адаптированная к последующему материалу:

Cyanophyta — синезеленые;
Rhodophyta — красные;
Cryptophyta — криптофитовые;
Chlorophyta — зеленые;
Euglenophyta — эвгленовые;
Dinophyta — динофитовые;
Haptophyta — гаптофитовые;
Chrysophyta — золотистые;
Xanthophyta — желтозеленые;
Bacillariophyta — диатомовые;
Phaeophyta — бурые.

Рассмотрим особенности химического состава, строения и образа жизни, характерные для этих групп, от низшего (молекулярного) уровня организации до высшего (биоценотического).

ГЛАВА 2. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ (молекулярный уровень организации)

2.1. ПИГМЕНТЫ

Больше половины перечисленных выше отделов водорослей названы по преобладающему цвету клеток, поэтому пигменты имеют исключительно важное значение для разграничения больших таксонов. Три главные группы водорослевых пигментов

различаются между собой химическим составом и биологическими свойствами.

Хлорофиллы. Основу молекулы хлорофиллов составляет кольцо из 4 пирролов (пятичленных азотсодержащих циклических соединений), связанных ионом магния (рис. 9). У всех высших растений имеются два типа хлорофиллов — *a* и *b*. Все водоросли содержат хлорофилл *a*, но только в двух отделах — у зеленых и эвгленовых имеется, кроме того, хлорофилл *b*. У синезеленых и красных водорослей найден только хлорофилл *a*, у остальных групп — *a* и *c*. Хлорофиллы *a* и *b* близки по химическому строению молекул, а хлорофилл *c* значительно отличается отсутствием многоатомного спирта фитола (рис. 9). Хлорофиллы находятся на фотосинтетических мембранах хлоропластов.

Таким образом, по составу хлорофиллов можно выделить 3 группы водорослей: синезеленые и красные; зеленые и эвгленовые; остальные, которые вследствие преобладания в окраске желтовато-бурых тонов называют *хромофитами*.

Каротиноиды (рис. 9) представляют собой линейные полимеры изопрена, часто замкнутые на концах в кольца и имеющие большое число двойных связей. У водорослей найдено множество пигментов каротиноидной природы. Часто они маскируют зеленый цвет хлорофиллов, окрашивая клетки в различные оттенки желтоватых и коричневатых тонов, вследствие чего отдельные группы водорослей получили соответствующие названия. Функции каротиноидов разнообразны и до конца не установлены. Во-первых, они имеют максимум поглощения света в более коротковолновой части спектра, чем хлорофиллы (450—500 против 650—750 нм). Поглощая коротковолновый свет, каротиноиды передают энергию возбуждения на хлорофиллы, поскольку находятся в непосредственной близости к ним на фотосинтетических мембранах хлоропластов. Во-вторых, локально расположенные в “глазке” (стигме) каротиноиды поглощают падающий на их молекулы свет и, возбуждаясь, передают через аксономы, или жгутиковые корни, сигнал, заставляющий жгутики менять активность и ориентацию. Таким образом, находящиеся в стигме каротиноиды обеспечивают фототаксис подвижных водорослей. Наконец, каротиноиды защищают клетки водорослей от окислительных процессов, в частности, от фотосенсибилизированного окисления.

Практически во всех водорослях присутствует β-каротин и его производные — зеаксантин, неоксантин, α-каротин. Синезеленые, красные, зеленые и эвгленовые водоросли содержат также лютеин, а ряд желто-буроокрашенных водорослей — бурые, золотистые, диатомовые — фукоксантин, желтозеленые — близ-

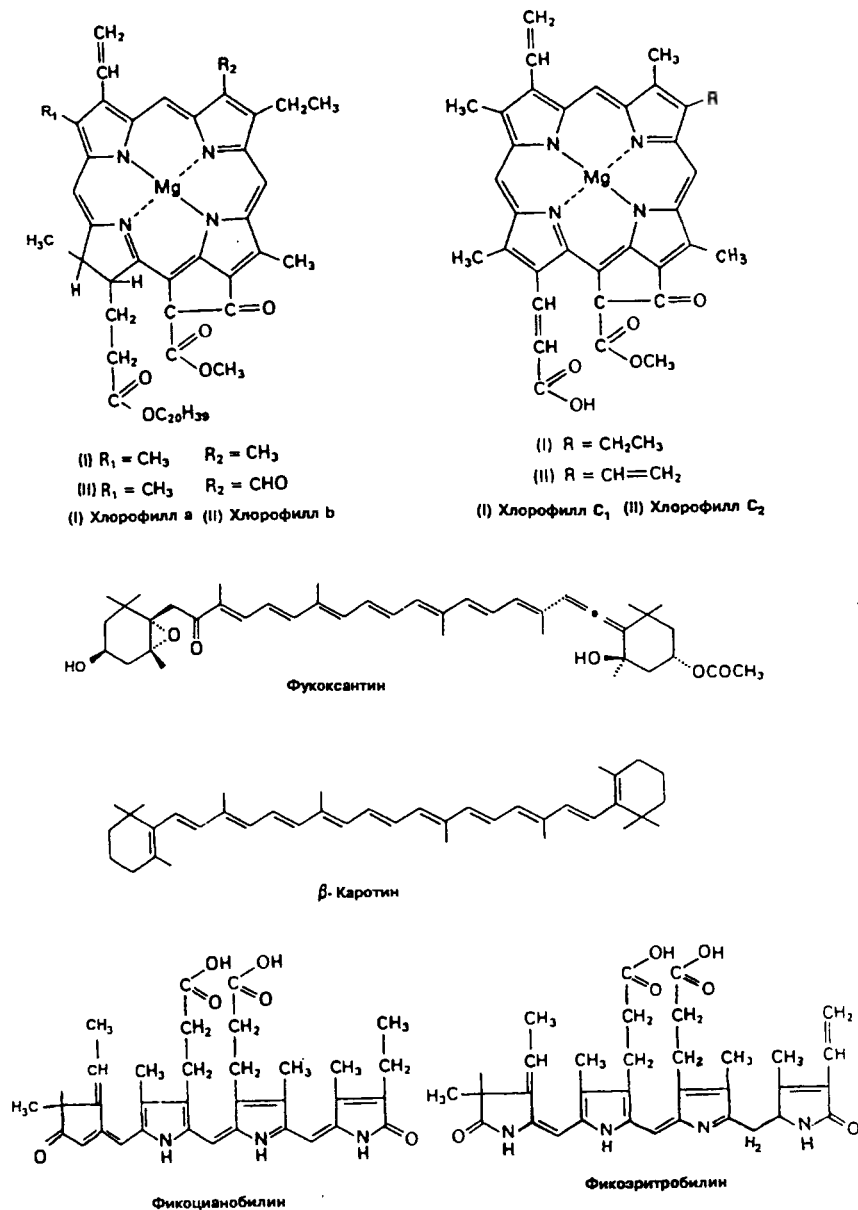


Рис. 9. Основные группы пигментов водорослей

кий к нему вошерииоксантин, динофитовые — перидинин. Таким образом, возникает еще одна группа водорослей, во многом совпадающая с предыдущей.

Фикобилипротеины (рис. 9). Эти соединения, как и хлорофиллы, представляют собой тетрапирролы, но в отличие от хлорофиллов у них пиррольные группировки не замкнуты в кольцо, а расположены линейно; не ассоциированы с ионом магния, а ковалентно связаны с белком (поэтому и названы билипротеинами). Они прилегают к фотосинтетическим мембранам хлоропластов в кристаллической форме полудисковидных или цилиндрических агрегатов — *фикобилисом* и выполняют важную функцию улавливания коротковолнового света, не доступного хлорофиллам. В зависимости от максимума поглощения лучей фикобилипротеины разделяют на *фикоэритрины* (красные пигменты), *фикоцианины* (синие пигменты), аллофикоциан и аллофикоциан В. Адсорбция света происходит следующим образом: фикоэритрин (λ_{max} 545—567 нм) — фикоцианин (620—627) — аллофикоциан (675) — аллофикоциан В (675) — хлорофилл *a* (680).

Соответственно и расположение этих пигментов в фикобилисомах: ближе всего к фотосинтетической мембране расположен аллофикоциан, затем фикоцианины и, наконец, фикоэритрины. Путь передачи энергии возбуждения от фикобилипротеинов к хлорофиллам чрезвычайно экономичен и обеспечивает сохранение 94—98% энергии.

Фикобилипротеины обнаружены у представителей лишь трех отделов водорослей — синезеленых, красных и криптоноад, причем у последних нет аллофикоциана и фикобилисом: пигменты расположены непосредственно на внутренних мембранах тилакоидов. Соотношение фикобилипротеинов у разных видов отражает условия их обитания. Большинство красных водорослей живут в морях на большой глубине, куда проникает лишь коротковолновый свет, поэтому у них преобладают фикоэритрины, поглощающие наиболее короткие лучи и обуславливающие красный цвет их таллома. Синезеленые водоросли обитают в пресных водоемах или в морском планктоне, поэтому у них преобладают синие пигменты фикоцианины. Немногие пресноводные багрянки (род *Batrachospermum*) имеют нетипичную синевато-стальную окраску, а глубоководные морские цианеи окрашены в красный цвет.

Итак, зеленую окраску зеленым и эвгленовым водорослям придают хлорофиллы *a* и *b*, желтовато-коричневые тона хромофитам (желтозеленым, бурым, диатомовым, золотистым, динофитовым) — хлорофилл *c* и каротиноиды, красную и голубоватую окраску красным и синезеленым — фикобилипротеины. Имея различные спектры поглощения, пигменты позволяют водорослям жить в разных местах на больших глубинах на дне моря (наи-

Некоторые особенности химического состава водорослей

Отделы	Пигменты							Запасные продукты	
	хлорофиллы			каротиноиды				α-1,4 глюканы	β-1,3 глюканы
	a	b	c	β-каротин	лютеин	диатоксантин	фуко-, вошериксаны		
Синезеленые	+			+	+			+	
Красные	+			+	+			+	
Криптофиты	+			+	+	+		+	
Зеленые	+	+		+	+			+	
Эвгленовые	+	+		+	+				+
Динофиты	+		+	+		+		+	
Гаптофиты	+		+	+			+		+
Диатомовые	+		+	+		+	+		+
Золотистые	+		+	+			+		+
Желтозеленые	+		+	+			+		+
Бурые	+		+	+			+		+

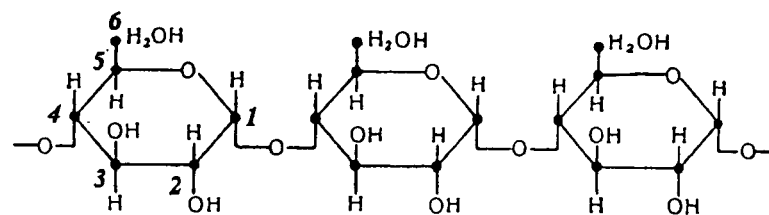
более глубоководные красные и бурые водоросли) и на поверхности суши. Сведения о распределении пигментов в разных группах водорослей приведены в табл. 1.

2.2. ЗАПАСНЫЕ ПРОДУКТЫ

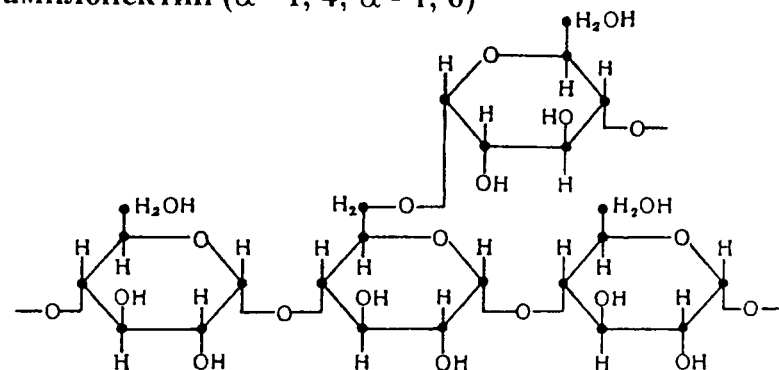
У большинства водорослей основными запасными продуктами являются полимеры глюкозы — глюканы. Молекулы глюкозы могут соединяться друг с другом гликозидными связями через кислород, расположенный у разных углеводных атомов. Чаще всего наблюдаются α-1,4 и β-1,3 связи (рис. 10). α-1,4 связи имеют *крахмал*, откладывающийся у высших растений, зеленых, криптофитовых и динофитовых водорослей, *багряновый крахмал* красных водорослей (у него разветвленные цепи, в которых молекулы глюкозы соединяются α-1,4 и α-1,6 связями, подобно амилопектину картофеля) и *миксофитный крахмал* синезеленых, сходный с животным крахмалом — гликогеном. β-1,3 связи имеют *ламинарин* бурых водорослей, *хризоламинарин* или *лейкозин* золотистых, желтозеленых и диатомовых, *парамилон* эвгленовых (табл. 1). Таким образом, по составу запасных веществ, как и пигментов, водоросли группируются на красные,

Альфа глюканы

амилоза (α - 1, 4)



амилопектин (α - 1, 4; α - 1, 6)



Бета глюканы (β- 1, 3)

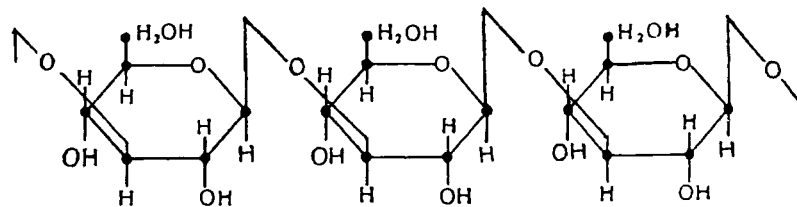


Рис. 10. Важнейшие запасные углеводы водорослей

синезеленые и зеленые, с одной стороны, и хромофиты — бурые, диатомовые, золотистые, желтозеленые — с другой. И только эвгленовые, криптомонады и динофитовые водоросли (в большинстве случаев одноклеточные флагоелляты) в зависимости от признака могут группироваться с первыми или вторыми.

Кроме глюкозана запасными продуктами многих водорослей могут быть шестиатомный спирт *маннит*, *липиды*, скапливающиеся в виде капелек, содержащий соединения фосфора *волютин* и другие.

ГЛАВА 3. ЦИТОЛОГИЯ ВОДОРосЛЕЙ (клеточный уровень организации)

В данном разделе будут рассмотрены 4 клеточные структуры: оболочки, ядерный аппарат, хлоропласты и жгутики.

3.1. КЛЕТОЧНЫЕ ПОКРОВЫ

На поверхности водорослевой клетки кроме цитоплазматической мембраны имеются плотные слои белковой, углеводной или неорганической природы.

Белки. Простейшее уплотнение — *пелликула* эвгленовых водорослей (рис. 11, 1). Она представляет собой плотный слой цитоплазмы, лежащий под мембраной и состоящий в основном из белков. Наружный слой пелликулы имеет валикообразные утолщения, вследствие чего поверхность клетки становится гофрированной. Пелликула повышает прочность клетки, но не всегда способна придать ей жесткость, вследствие чего клетки многих видов эвглен могут изменять форму — метаболизировать. Если уплотненный белковый слой имеется не только под плазмалеммой, но и на ее поверхности, такую оболочку называют *перипластом*. Перипласт имеют криптомонады (рис. 11, 3), клетки которых не метаболизируют, подобно эвгленовым.

Углеводы (полисахариды) могут образовывать различные структуры на поверхности клеток. Самая простая — отложение в виде *чешуек* на плазмалемме. У некоторых золотистых водорослей такие чешуйки покрывают всю поверхность клетки (рис. 11, 4). Более сложно устроены *теки*, представляющие собой плоские мембранные пузырьки, часто с углеводными микрофибриллами. У динофлагеллят пузырьки имеют очень большие размеры, причем у некоторых видов углеводные микрофибриллы складываются в пластинки, так что образуется панцирь из щитков, защищающий клетку. Между отдельными щитками есть зазоры, поэтому клетка становится похожей на футбольный мяч (рис. 12). В теке проходят две бороздки: поперечная (кольцевая) и продольная (неполная) (рис. 11, 5; 12). Кольцевая бороздка разделяет теку на две части — верхнюю (*эпивальву*) и нижнюю (*гиповальву*). В эпивальве различают *апикальные*, *приэква-*

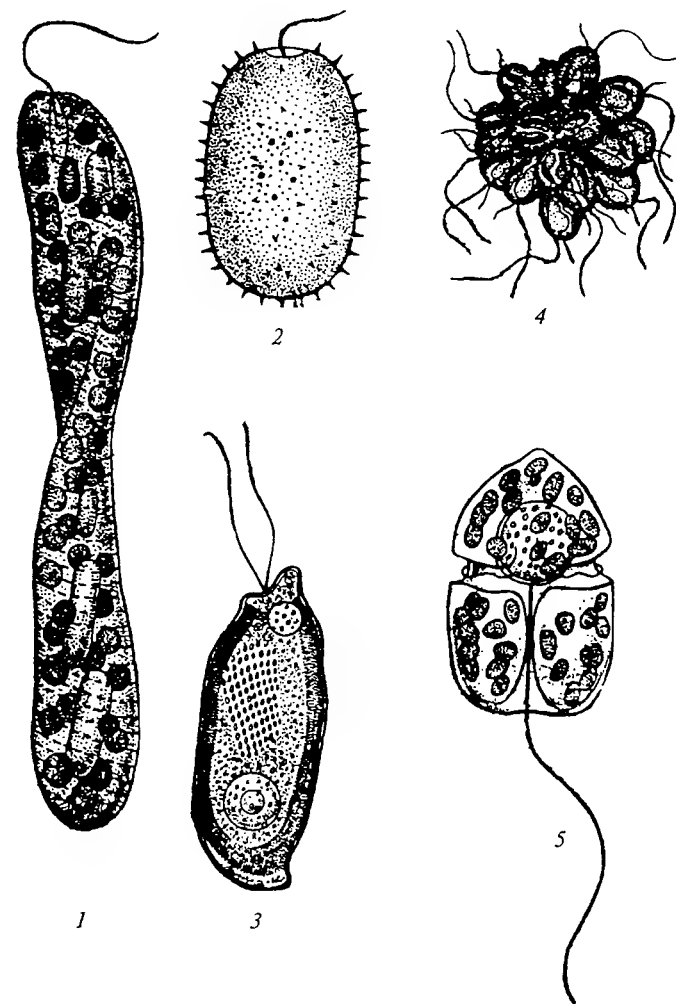


Рис. 11. Фитофлагелляты:

Euglenophyta (1 — *Euglena*; 2 — *Trachelomonas*); *Cryptophyta* (3 — *Cryptomonas*); *Chrysophyta* (4 — *Synura*); *Dinophyta* (5 — *Gymnodinium*)

ториальные и *срединные* пластинки; в гиповальве — *антапикальные* и *постэкваториальные*. Их число и форма являются важными таксономическими признаками некоторых видов динофитовых водорослей. У многих водорослей тека отстает от протопласта, вследствие чего клетки оказываются погруженными в *домики* разнообразной формы (рис. 11, 2).

У ряда водорослей (синезеленых, зеленых, бурых, красных и др.) имеется настоящая многослойная клеточная стенка, сос-

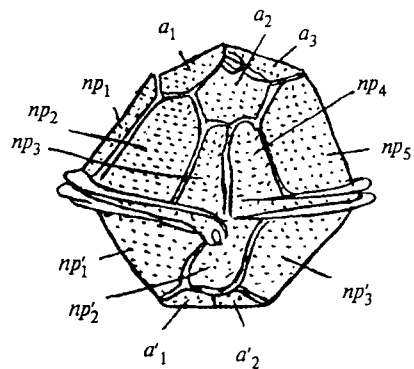


Рис. 12. Строение панциря перидиней:
 a_1, a_2, a_3 — апикальные пластинки;
 a'_1, a'_2 — антапикальные; np_1 — np_5 —
 приэкваториальные; np'_1, np'_2 — пост-
 экваториальные

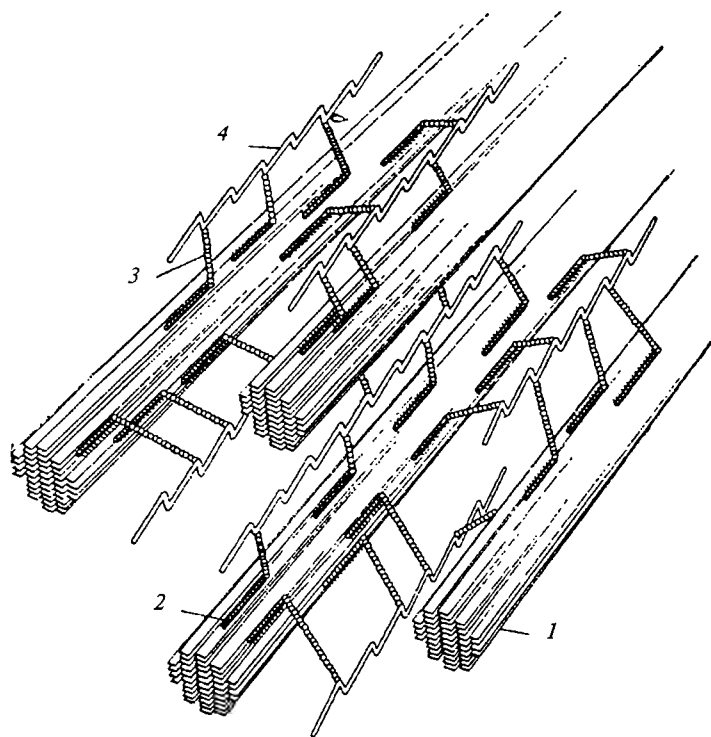
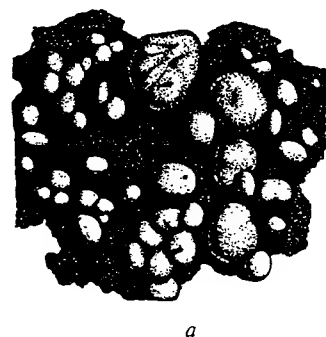
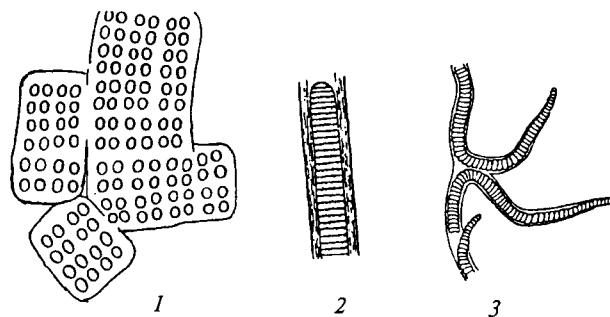


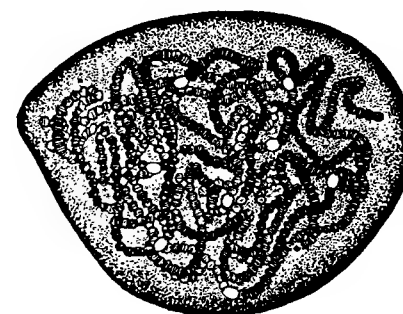
Рис. 13. Модель клеточной оболочки (Albersheim, 1975):

1 — целлюлозные волокна (пучки линейных α -глюканов); 2, 3 — гемицеллюлоза (ксилоглюкан и др.); 4 — пектин (рамногалактуронан)

стоящая из различным образом организованных полисахаридов с вкрапленными в них белками. Клеточная стенка представляет собой матрикс, образованный молекулами углеводных полимеров — полигалактуроновой кислоты (пектина), ксилана, арабиногалактана (гемицеллюлозы) с погруженными в него и ковалентно связанными целлюлозными балками (рис. 13). Такое строение обеспечивает, с одной стороны, высокую прочность оболочки, обусловленную целлюлозными балка-



4



б

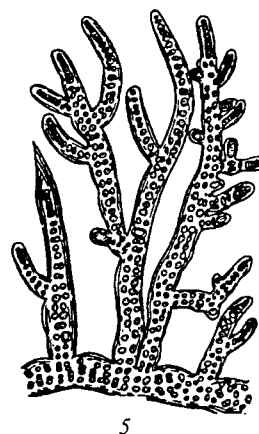


Рис. 14. Синезеленые водоросли:

1 — *Merismopedia*; 2 — *Lyngbia*;
 3 — *Plectonema*; 4 — *Nostoc*
 (а — внешний вид; б — разрез
 колонии); 5 — *Stigonema*

ми, с другой — некоторую эластичность, ибо эти балки связаны не друг с другом, а с менее жесткими молекулами пектина. У некоторых водорослей в клеточной стенке имеются уникальные углеводы. Например, наиболее прочный слой оболочки синезеленых водорослей состоит из аминоксахара муреина, характерного для бактерий.

Поверх оболочки клетки водорослей могут быть покрыты *слизью*, состоящей из набухающих в воде полисахаридов. Слизь играет большую роль в жизни водорослей:

1. Создает дополнительный защитный покров таллому. Так, некоторые синезеленые водоросли покрыты плотным слизистым чехлом — влагалищем (рис. 14, 2).

2. Внутри нее образуется особый микроклимат, защищающий клетки водорослей от неблагоприятных изменений внешней среды. Например, многие водоросли живут в мелких, часто высыхающих водоемах. При подсыхании водоема их клетки теряют жгутики и вырабатывают на поверхности слизь, которая впитывает массу воды и долгое время удерживает ее. В таком комочке слизи (в *пальмелевидном* состоянии) клетки могут находиться, не теряя жизнеспособности, длительное время.

3. Объединяет клетки в колонии. Некоторые колонии образуются вследствие того, что оболочки соседних клеток “намазаны” тонким слоем слизи, как клеем, поэтому клетки плотно примыкают друг к другу; в других колониях клетки не соприкасаются, и слизь лишь объединяет их в общий комок. Соединение с помощью слизи в колонии часто встречается у планктонных водорослей, парящих в воде. Например, диатомовая водоросль *Asterionella* образует колонии в виде плоских зонтиков: спицами служат удлиненные клетки, между ними находится тонкая слизь (рис. 15, 4), а у синезеленой водоросли *Merismopedia* (рис. 14, 1) слизь объединяет клетки в плоские плотики. Такое устройство увеличивает поверхность колонии и, следовательно, ее плавучесть.

4. С ее помощью образуются разного рода тяжи, ножки, выросты, которыми клетки водорослей могут прикрепляться друг к другу или к субстратам (рис. 15, 5). Такой способ прикрепления имеет важное экологическое значение. Многие крупные водоросли (макрофиты), поверхность которых — удобный субстрат для обрастания мелкими формами, выделяют токсические соединения. Наличие слизистых ножек у обрастающих видов (*перифитона*) не только поднимает их клетки ближе к свету, но и позволяет им избежать прямого контакта с токсическими соединениями.

5. Обеспечивает некоторым водорослям движение. У многих диатомей слизь выделяется из специальных органелл, расположенных на концах клетки и участвующих в обеспечении скользящего движения по субстрату. У зеленых водорослей из родов *Closterium* и *Euastrum* слизь, выделяющаяся из концов клетки, поднимает ее над субстратом, обеспечивая кувыркающие движения (рис. 16).

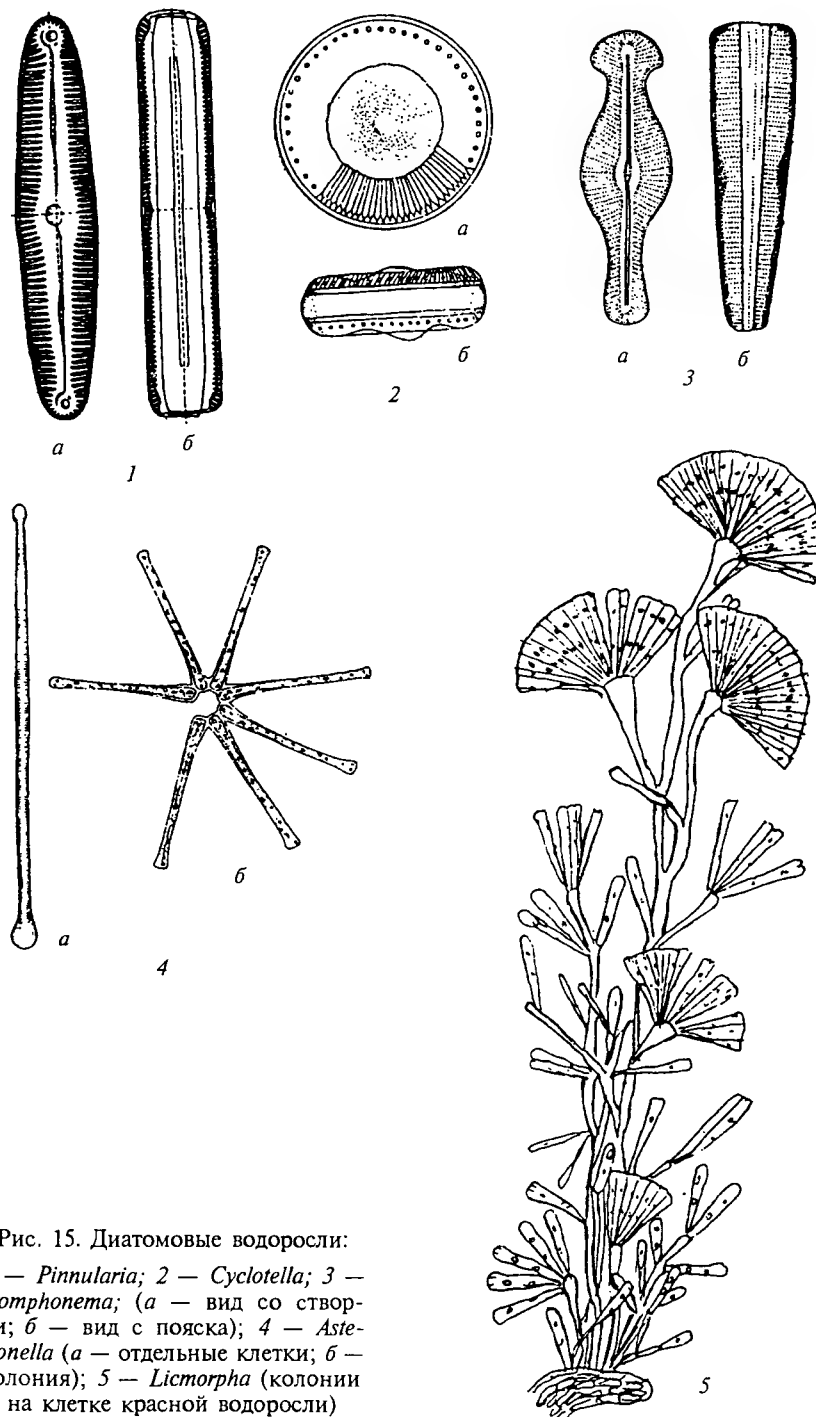


Рис. 15. Диатомовые водоросли:

1 — *Pinnularia*; 2 — *Cyclotella*; 3 — *Gomphonema*; (a — вид со створки; б — вид с пояска); 4 — *Asterionella* (a — отдельные клетки; б — колония); 5 — *Licmorpha* (колонии на клетке красной водоросли)

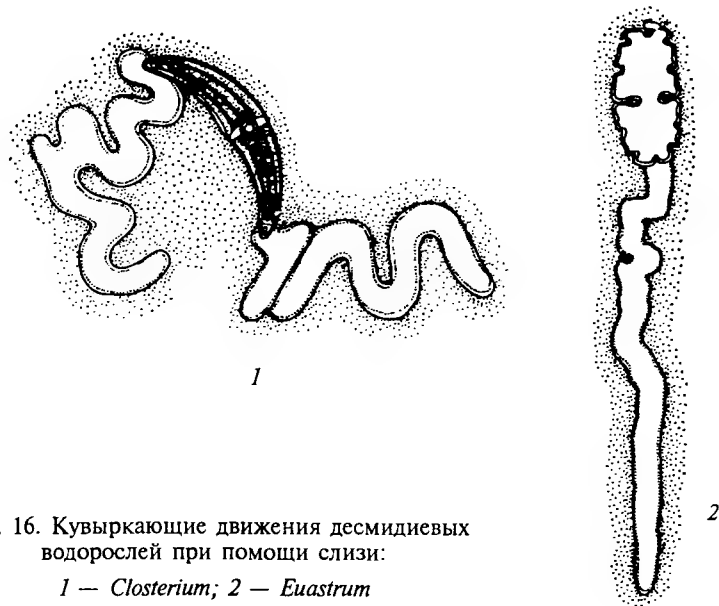


Рис. 16. Кувыркающие движения десмидиевых водорослей при помощи слизи:

1 — *Closterium*; 2 — *Euastrum*

Неорганические вещества. В организации клеточных покровов многих водорослей и усилении их прочности принимают участие кальций и кремний. *Известь* часто пропитывает клеточную стенку, делая ее очень прочной. У большой группы красных водорослей клеточные стенки настолько сильно известкованы, что их талломы больше напоминают кораллы, чем водоросли (сем. *Corallinaceae*).

У гаптофитовых водорослей кокколитофоридов известковые кристаллы формируют на поверхности клеток чешуйки, или *кокколиты*, имеющие вид дисков, подков, пяти- или шестилучевых звезд (рис. 17). Сплошные кокколиты называют *дисколитами*, кокколиты с полостью — *тремалитами*. Кокколиты покрыва-

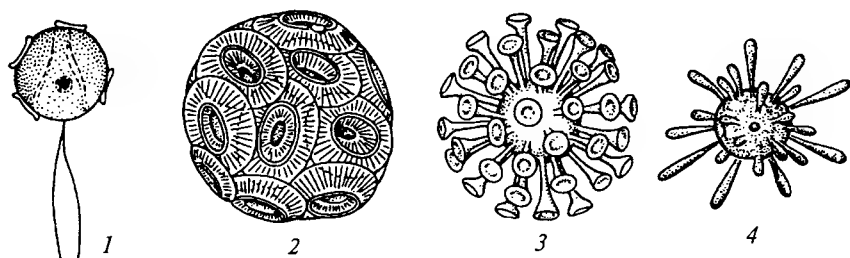


Рис. 17. Кокколиты, которые слагают панцирь кокколитофорид:

1 — *Pontosphaeria*; 2 — *Coccolitus*; 3 — *Discosphaeria*; 4 — *Rhabdosphaeria*

вают клетку кокколитосферой, как панцирем, который распадается на отдельные кокколиты после гибели клетки. Кокколитофориды в огромных количествах населяли моря в мезозое. В 1 см³ мела содержится до 5 млн кокколитов.

Кремний как строительный материал широко используется клетками двух групп водорослей. Золотистые водоросли силикофлагелляты, обитающие в морском планктоне, имеют внутренний кремниевый скелет, а диатомовые — наружную кремниевую оболочку, устройство которой очень важно для систематики этих водорослей.

Кремниевый панцирь диатомей состоит из двух половинок неодинакового размера: *эпитеки* и *гипотеки*. Каждая половинка, в свою очередь, состоит из двух частей — *створки* (вальвы), покрывающей клетку сверху, и *пояска*, покрывающего ее сбоку. В связи с этим клетки при взгляде на них со стороны створки и пояска выглядят по-разному (например, шайба будет выглядеть в форме круга и прямоугольника) (см. рис. 15, 1—3). Поясок эпитеки надвинут на пояска гипотеки, позволяя клетке немного расти. По числу осей симметрии створок клетки диатомовых водорослей разделяют на *актиноморфные* (центрические), имеющие три и более осей симметрии (см. рис. 15, 2), и *зигоморфные* (перистые), имеющие не более двух осей симметрии (см. рис. 15, 1, 3). Последние разделяют на *изопольные* (две оси симметрии) и *гетеропольные* (одна ось) (рис. 15, 3). На поверхности вальвы имеются многочисленные мелкие отверстия — *ареолы*, рисунок которых характерен для отдельных видов, а у многих видов перистых водорослей — *шов* — удлиненное узкое отверстие в панцире. Шов может быть *щелевидным*, состоящим из двух продольных щелей, ограниченных полярными и центральными внутренними утолщениями вальвы — *узелками* (рис. 15, 18), и *каналовидным* — в складке или трубковидной полости, проходящей в толще створки. Наружная сторона складки открывается узкой щелью, а внутренняя — крупными отверстиями — *интерфибулами*. При размножении клетки протопласт разделяется пополам, теки раскрываются, и каждая дочерняя клетка получает по одной половинке панциря. Застройка второй половины осуществляется с помощью кристаллов кремния, который поступает в клетку из воды в форме ортокремниевой кислоты и транспортируется из цистерн аппарата Гольджи в мембранных пузырьках на поверхность, где пузырьки сливаются, образуя уплощенные *силикалеммы*. В одной силикалемме строится вальва, в другой — пояска. После формирования новой теки, которая всегда по размеру меньше старой (ее пояска вдвинут в пояска материнской полуклетки), силикалеммы исчезают. Следовательно, из двух дочерних клеток одна равна родительской, а вто-

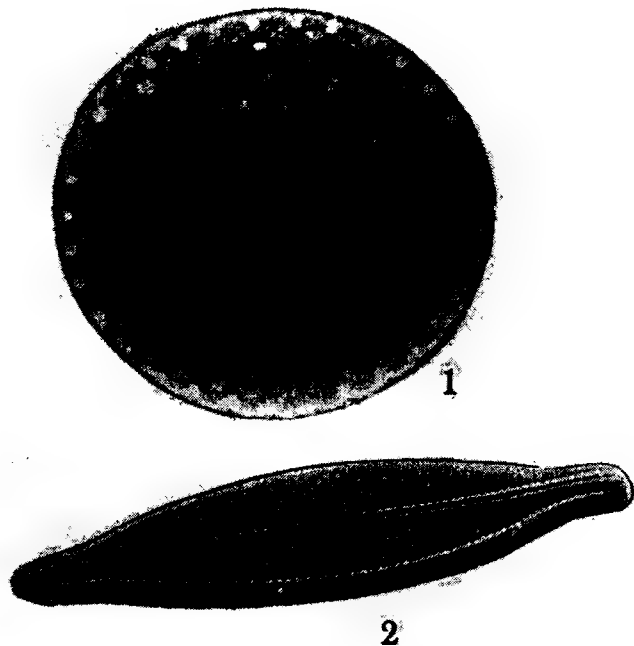


Рис. 18. Панцири диатомовых водорослей под электронным микроскопом:
1 — *Cyclotella*; 2 — *Brachysira* (фото М. Гололобовой)

рая — немного меньше. Уменьшение размеров дочерних клеток в ходе вегетативных делений останавливается при половом процессе, который обычно происходит, когда дочерние клетки становятся вдвое меньше исходной. Зигота (*ауксоспора*) долго не покрывается теками, и ее оболочка, состоящая преимущественно из пектина, может сильно растягиваться.

Возникает вопрос, как осуществляется создание столь удивительных по форме и воспроизводимости в поколениях кристаллических форм, закодированных в геноме каждого вида кокколитофорид или диатомей? Откладка кристаллических соединений кальция и кремния происходит на белковых матрицах, специфичных для каждого вида, подобно тому, как при помещении в пересыщенный раствор соли проволочного каркаса в виде звезды или какой-либо другой фигуры кристаллы соли осаждаются на ней, повторяя фигуру матрицы.

3.2. МИТОЗ

У прокариотных синезеленых водорослей геном представлен одной молекулой ДНК, поэтому они не нуждаются в сложном

механизме координированного расхождения удвоенного генома по дочерним клеткам. Реплицированные молекулы ДНК прикреплены к разным местам клеточной мембраны. Растяжение поверхности клетки между этими местами приводит к разделению генов по дочерним клеткам.

У эукариотов геном состоит из нескольких физически раздельных элементов — хромосом, находящихся в отдельном компартменте — ядре, которое отделено от цитоплазмы ядерной мембраной. При каждом клеточном делении в дочерние клетки должен быть доставлен полный набор этих элементов. Скольжение по мембране не может обеспечить точности передачи, поэтому основным способом деления стала не связь хромосом с мембранами, а их связь с микротрубочками веретена, ядерная же мембрана в процессах деления генома не участвует вовсе, ибо к началу митоза растворяется. Возникло специальное место соединения хромосом с микротрубочками — кинетохор. По-видимому, сложный механизм митоза не мог возникнуть сразу, должны были переходы между мембранным и микротубулярным способами деления геномов. У многих водорослей ядерная оболочка сохраняется в течение всех фаз митоза (закрытый митоз). Среди таких водорослей наиболее интересными оказались динофлагелляты. Интерфазные хромосомы находятся в деспирализованном состоянии, имеют вид тонких нитей и не обнаруживаются при микроскопировании; перед началом митоза хромосомы вследствие сильной спирализации ДНК утолщаются и становятся заметными. Хромосомы динофитовых водорослей постоянно находятся в конденсированном состоянии, содержат очень небольшое количество ядерных белков — гистонов, а у некоторых видов лишены даже кинетохоров. Электронномикроскопическое изучение интерфазных хромосом динофитовых водорослей показало, что они образованы скрученными нитями ДНК, на порядок более тонкими, чем нити интерфазных хромосом большинства эукариотов (2,5 нм против 25 нм), ДНК которых окружена гистонами, и близкими по диаметру нитям ДНК прокариотных организмов. Предполагается, что интерфазные хромосомы динофитовых водорослей, подобно бактериальным “хромосомам”, представляют собой двухцепочечные молекулы ДНК, замкнутые в кольцо и сильно скрученные, вследствие чего хорошо видимые при микроскопировании. Во время митоза ядерная оболочка полностью сохраняется. В результате впячивания ядерной мембраны с противоположных сторон ядра в нем образуется цитоплазматический канал, пронизывающий ядро. В канале лежат микротрубочки, которые не проходят внутрь ядра и, следовательно, не взаимодействуют с хромосомами. Об-

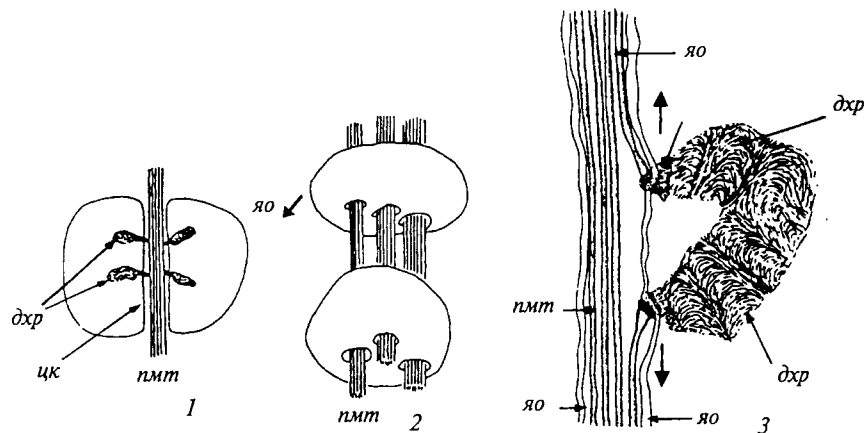


Рис. 19. Митоз у динофитовой водоросли (van den Hoek et al., 1995):

1 — поперечный срез анафазного ядра с двумя расходящимися хромосомами; видно прикрепление хромосом к пучку микротрубочек, проходящему в цитоплазматическом канале, который пронизывает ядро; 2 — поздний митоз с разделившимися дочерними ядрами; 3 — детали разделения дочерних хромосом, прикрепленных кинетохорами к микротрубочкам, проходящим в цитоплазматическом канале (дхр — дочерние хромосомы; пмт — пучок микротрубочек; цк — цитоплазматический канал; яо — ядерная оболочка)

наружена связь хромосом с ядерной мембраной. Таким образом, разделение генома происходит только на основании мембранного механизма, как у прокариотов, а микротрубочки служат лишь для определения полярности сферических ядер (рис. 19, 1, 2).

У некоторых видов динофлагеллят обнаружены два типа микротрубочек. Первые — также проходят вдоль внутриядерного цитоплазматического канала от одного полюса к другому. Вторые — более короткие, радиально расходятся у полюсов и через поры в ядерной мембране связываются с хромосомами, которые, следовательно, имеют кинетохоры (рис. 19, 3), хотя и лишены типичной трехламеллярной структуры. У некоторых бесцветных динофлагеллят описано веретено при отсутствии цитоплазматического канала, однако хромосомные микротрубочки не сокращаются и расхождение хромосом опять-таки обусловлено тем, что вследствие удлинения интерполюсных микротрубочек происходит растягивание мембраны и разделение хромосом, которые “заякорены” у полюсных зон ядра хромосомными микротрубочками.

Все это говорит о том, что у динофлагеллят митоз является промежуточным между мембранным разделением хромосом у прокариотов и истинным митозом высших эукариотов. Поэтому динофлагеллят иногда называют *мезокариотами*.

В то же время некоторые водоросли (например, харовые), имеют митоз, принципиально не отличающийся от митоза высших растений. У них в профазе исчезает ядерная мембрана, в метафазе хромосомы выстраиваются в области экватора, в анафазе вследствие сокращения хромосомных микротрубочек происходят синхронные движения хромосом к полюсам.

3.3. ХЛОРОПЛАСТ И СОПРЯЖЕННЫЕ С НИМ СТРУКТУРЫ

Зеленую окраску имеют пластиды лишь зеленых и эвгленовых водорослей; у остальных цвет хлорофилла маскируется различными пигментами, имеющими иную окраску. Поэтому, строго говоря, хлоропластами можно называть только пластиды зеленых и эвгленовых водорослей; пластиды красных называют *родопластами*, остальных — *хромопластами* или *хроматофорами*. В отличие от хлоропластов высших растений, они разнообразны не только по окраске, но и по форме (рис. 20).

Ультраструктура хлоропластов также различна в разных отделах водорослей (рис. 21). У синезеленых — хлоропласт как отдельная структура отсутствует, но в периферической части клетки (*хромоплазме*) расположены *тилакоиды* — мембранные пузырьки, имеющие вид пластинок (ламелл), на которых адсорбированы хлорофилл *a* и каротиноиды и к которым примыкают фикобилисомы. У красных водорослей одиночные ламеллы, такие же как у синезеленых, — окружены общей мембраной. У группы желтоокрашенных водорослей (бурые, диатомовые, золотистые и др.) длинные, часто огибающие хлоропласт ламеллы соединены по 2—3 в пачки. Наконец, у зеленых водорослей пачки содержат большее число ламелл, которые укорочены по сравнению с ламеллами хлорофит и образуют стопки, напоминающие грани хлоропластов высших растений.

Интересные данные получены и при изучении оболочек хроматофоров. Только у красных и зеленых водорослей хлоропласт имеет две оболочки (как у высших растений). У эвглен и динофит — три мембраны хлоропластов, а у криптонад и хромофит — четыре, причем наружная мембрана связана с рибосомами и ядерной мембраной, т.е. включается в эндоплазматическую сеть, а пара внутренних тесно примыкает к ламеллам.

Строение хлоропластов и химический состав пигментов дают важную информацию о происхождении различных эволюционных линий водорослей и связях между ними. Дополнительные оболочки хлоропластов обусловлены их эндосимбиотическим происхождением. Сходство строения и пигментного состава фотосин-

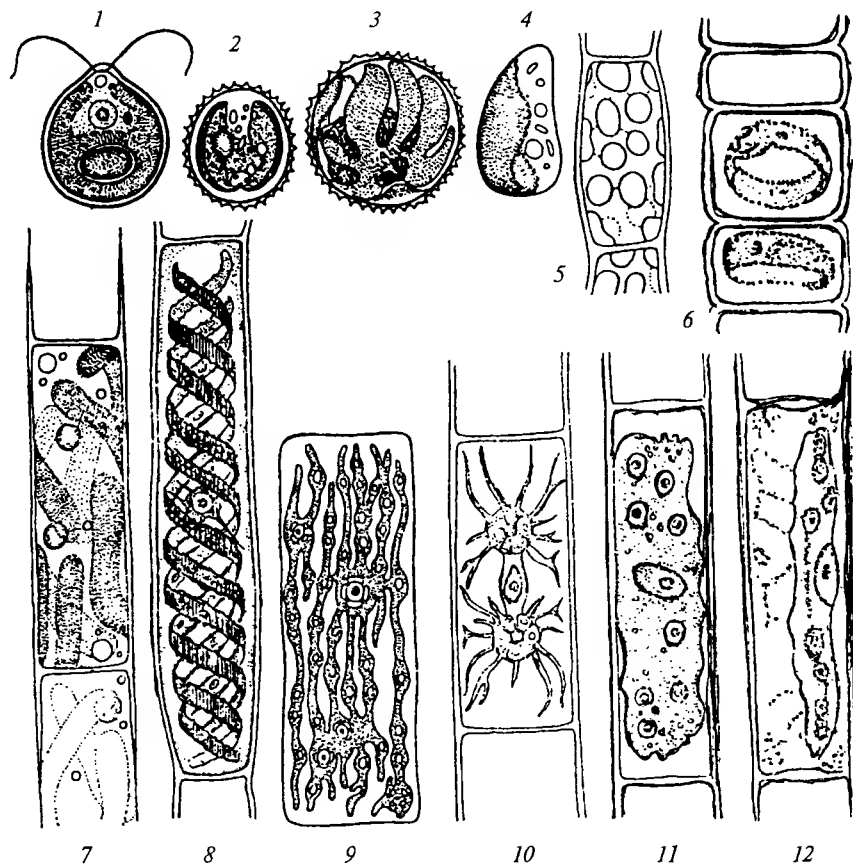


Рис. 20. Формы хлоропластов водорослей:

1—3 — чашевидный (простой, двух- и многолопастной); 4 — корытообразный; 5 — дисковидные; 6 — кольцевидный; 7 — лентовидные; 8 — спиралевидные; 9 — сетчатый; 10 — звездчатые; 11, 12 — пластинчатый осевой (Топачевский, Масюк, 1984)

тетического аппарата синезеленых и красных водорослей (одиночные тилакоиды, хлорофилл *a*, фикобилипротеины, организованные в фикобилисомы) свидетельствует о происхождении хлоропласта красных водорослей (родопласта) из синезеленого симбионта. Переходный вид — *Cyanidium caldarium* — одноклеточная термофильная водоросль, имеющая хромофор из параллельных рядов тилакоидов и фикобилипротеины. На этом основании *Cyanidium* относят к багрянкам. Однако в его клетках отсутствуют некоторые присущие красным водорослям структуры. Предполагают, что *Cyanidium* — результат симбиогенеза одноклеточного предшественника красных и синезеленой водорослей. Даль-

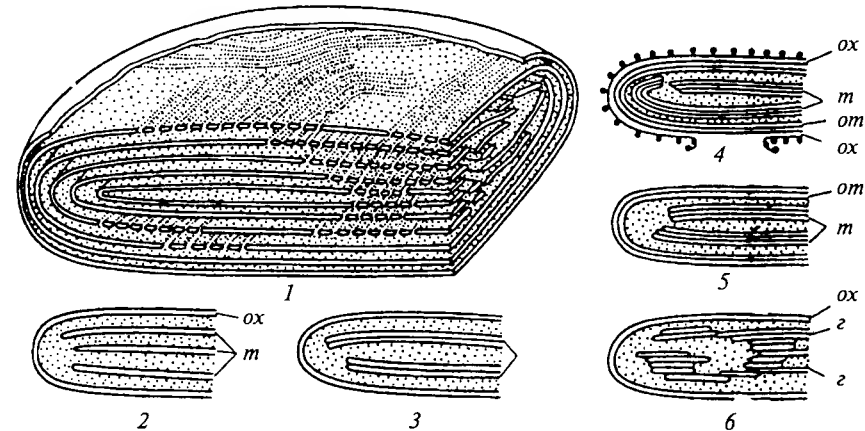


Рис. 21. Схема строения хлоропластов водорослей (Горбунова, 1991):

1, 2 — красных (модель хлоропласта и расположение тилакоидов); 3 — криптофитовых; 4 — бурых; 5 — динофитовых; 6 — зеленых; *ox* — оболочка хлоропласта; *t* — тилакоиды; *om* — опоясывающий тилакоид; *z* — грани

нейшая эволюция шла по пути усложнения клеточных структур и многоклеточности.

Вторая линия — Chlorophyta. В 1975 г. найдена одноклеточная прокариотная морская водоросль *Prochloron* — эктосимбионт колониальных асцидий. Эта водоросль имеет хлорофиллы *a* и *b*, тилакоидную систему, сходную с хлоропластами зеленых, эвгленовых водорослей и высших растений, но у нее отсутствуют фикобилипротеины. По структуре ДНК, муреинов в клеточной стенке и по составу липидов *Prochloron* — типичная синезеленая водоросль. Таким образом, *Prochloron* — наиболее вероятный предшественник хлоропластов линии хлорофита — метафита. Однако в отношении этой гипотезы имеется скепсис, вызванный тем, что рибосомальная РНК *Prochloron* сильнее отличается от РНК хлоропластов зеленых водорослей, чем РНК некоторых синезеленых. Одиночное строение тилакоидов синезеленых и красных водорослей может быть вызвано тем лишь, что их группировке препятствуют фикобилисомы (у криптофитовых водорослей фикобилипротеины не организованы в фикобилисомы, и ламеллы группируются по 2—3).

Эвгленовые водоросли имеют третью мембрану хлоропласта, свидетельствующую о его вторичном происхождении. По ряду признаков эвглены близки к беспозвоночным животным — трипаносомам (аналогично устроены глотка, пелликула, жгутики, сходен аминокислотный состав цитохрома *c*). Предполагается, что хлоропласт эвглен возник из эндосимбиотической зеленой водо-

росли, поглощенной предковой зоофлагеллятой, а дополнительная мембрана — это плазмалемма эндосимбионта или эндоцитозная мембрана хозяина. Хорошими маркерами мембран являются стерины, строение которых специфично для разных групп организмов. У позвоночных животных в составе мембран преобладает холестерин, у растений — фитостерины, у грибов — эргостерин. Стерины двух внутренних мембран хлоропластов эвглен оказались такими же, как у зеленой водоросли *Chlamydomonas*, а третья (наружная) мембрана имеет стерины, сходные со стеринами трипаносом. Следовательно, хлоропласт действительно возник из эндосимбионта, а его наружная мембрана представляет собой везикулярную мембрану хозяина.

Линия хромофит связана с приобретением хлорофилла *c* и специфического набора каротиноидов. Непосредственный прокариотный предшественник этой группы неизвестен (существует гипотеза о происхождении хромопласта от окрашенной в буроватый цвет фотогетеротрофной зубактерии *Hellobacterium chlorum*), но наличие четырех мембран хлоропласта указывает на многократные эндосимбиозы. Возможные переходные формы между примитивными красными водорослями типа *Cyanidium* и хромофитами следует искать среди криптонад. Они содержат хлорофиллы *a* и *c* (как хромофиты), билипротеины и крахмал (как родофиты). Между парами наружных и внутренних мембран хлоропластов криптофит содержатся крахмал, эукариотные 80S рибосомы (в хлоропластах прокариотные 70S) и покрытое двойной мембраной с порами тело, называемое *нуклеоморфой*. Нуклеоморфа имеет осмиофильные гранулы, окрашивающиеся подобно ядрышку, и 3 палочковидные хромосомы, которые удваиваются и расходятся к полюсам с помощью выходящих из пор оболочки фибрилл, рассматриваемых как примитивное веретено. Размер хромосом нуклеоморфы равен 195, 225 и 240 тыс. пар оснований ДНК. Это самый маленький из известных эукариотных геномов (всего 660 тыс. пар оснований ДНК). Последовательность нуклеотидов рибосомальной РНК в нуклеоморфе оказалась сходной с последовательностью в красных водорослях, а в ядре криптомонады — в зеленых. Таким образом, нуклеоморфа — остаток ядра эндосимбионта. Жгутиковые корни бесцветной криптомонады *Chilomonas* больше напоминают зоофлагеллятные, чем фитофлагеллятные. Вероятно, криптомонады возникли вследствие появления внутри зоофлагелляты, подобной современным *Chilomonas*, эндосимбионтной одноклеточной красной водоросли, от которой были переданы фикобилипротеины. В ходе постепенной редукции от эндосимбионта сохранился хлоропласт, 80S рибосомы, нуклеоморфа, несколько трубочек и везикул, крахмал. Последний у криптонада близок к карто-

фельному и содержит 30% амилозы. Как указывалось, крахмал красных водорослей состоит только из амилопектина. Однако у примитивных багрянок найдена и амилоза. Дальнейшая эволюция шла по пути приобретения хлорофилла *c*, замене α -связей в запасных углеводах на β -связи, потери фикобилипротеинов.

Нуклеоморфа обнаружена и у амебообразной водоросли *Chlorarachnion reptans*, имеющей хлоропласт с хлорофиллами *a* и *b* и несколькими оболочками. Эта нуклеоморфа — остаток ядра эндосимбионтной зеленой водоросли.

Хлоропласт динофитовых водорослей покрыт тремя оболочками. У некоторых видов (*Peridinium balticum*, *Kryptoperidinium foliacum*) в клетке имеются два ядра: мезокариотное и эукариотное. Последнее явно чужое. Оно отделено от цитоплазмы клетки собственной мембраной, сливающейся с наружной мембраной хлоропласта. Двухъядерные виды вместо обычного для динофлагеллят каротиноида перидинина имеют фукоксантин, типичный для группы хромофит. Вероятно, виды, содержащие два ядра и фукоксантин, имеют в качестве эндосимбионтов одноклеточные золотистые водоросли.

ДНК-содержащие органеллы эукариотных клеток, в связи с их чужеродным происхождением, получили название *ксеносом*, а организмы, в клетках которых обнаружены структуры, возникшие как эукариотные эндосимбионты, — *гетайрокариотов* (по-гречески — сожителей). Клетка динофлагелляты из рода *Amphidinium* подобно матрешке составлена из 7 встроенных друг в друга различных эукариотов!

У некоторых водорослей с хлоропластами связаны специфические структуры — пиреноиды и стигма.

Пиреноид — более плотный участок стромы хлоропласта вследствие концентрации центрального фермента темновой фазы фотосинтеза рибулозобисфосфаткарбоксилазы, обычно окруженный обкладкой из пластинок запасных углеводов (крахмала, ламинарина). Вследствие сильного преломления лучей крахмальными включениями пиреноиды хорошо заметны при рассмотрении в световом микроскопе. Форма, расположение и число пиреноидов широко используются при определении водорослей.

Стигма (глазок) входит в состав светопоисковой системы — уникального аппарата подвижных водорослей. Этот аппарат состоит из трех компонентов: фоторецептора и связанных с ним модифицирующих систем — *аксессуаров*; передаточной системы и эффектора, заставляющего клетку двигаться в направлении света. По морфологии стигмы разделяют на несколько типов (рис. 22).

У зеленых водорослей и хромофит стигма связана с хлоропластом и представляет собой систему параллельных рядов

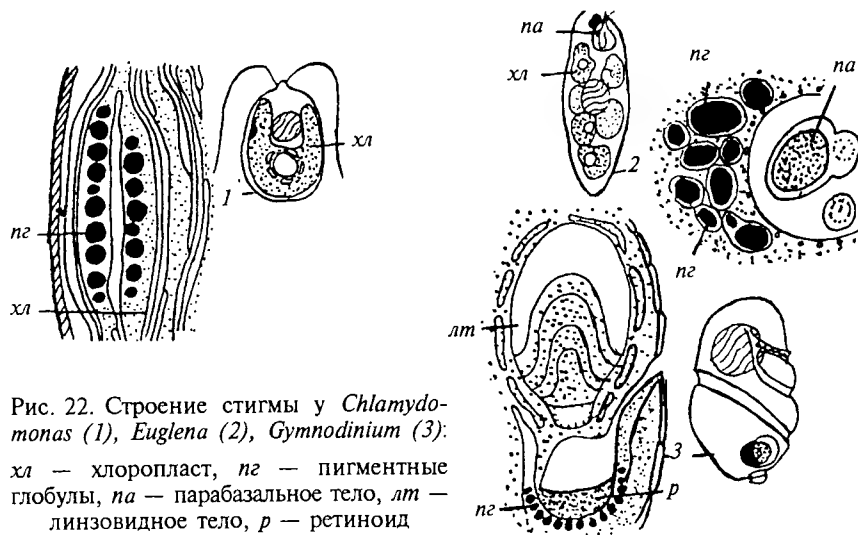


Рис. 22. Строение стигмы у *Chlamydomonas* (1), *Euglena* (2), *Gymnodinium* (3):

хл — хлоропласт, пг — пигментные глобулы, па — парабазальное тело, лт — линзовидное тело, р — ретиноид

глобул, несущих пигменты. У эвгленовых водорослей она находится вне хлоропластов, пигментные глобулы располагаются кучками и окружены мембранами.

Наиболее сложно устроена стигма у некоторых видов динофлагеллят. Она состоит из линзовидного тела, фокусирующего лучи, ретиноида (фибрилл), пигментных глобул и расположена у основания жгутика.

Эффектором светопоисковой системы являются жгутовые корни.

3.4. ЖГУТИКИ

Жгутиками обладают подвижные вегетативные формы или служащие для размножения клетки (зооспоры, гаметы) почти всех водорослей, кроме синезеленых и красных. Если для некоторых групп зеленых и диатомовых водорослей отсутствие жгутиковых форм вызвано вторичной их утратой, то красные и синезеленые, по-видимому, не имели их вообще.

Располагаются жгутики на переднем конце клетки (верхушечные) или сбоку (боковые). Чаще всего клетки водорослей имеют по два жгутика, но их число может колебаться от одного до четырех и даже многих. Если оба жгутика одинаковой длины, клетки называют *изоконтными*, если один короче другого — *гетероконтными*. По форме жгутики бывают гладкими, бичевидными (*акронемные*) или перистыми (*пантонемными*). Последние имеют на осевой части жгутика выросты, или

мастигонемы, тонкое строение которых — существенный признак в классификационных системах. Если оба жгутика одинаковые по форме (оба бичевидные или перистые), то они называются *изоморфными*, если разные — *гетероморфными*. Как правило, у гетероконтных водорослей жгутики всегда гетероморфные. У динофлагеллят — два боковых жгутика, один из которых лентовидный и расположен в поперечной бороздке, а второй — гладкий и направлен назад (*диноконтные* клетки). У ряда зеленых водорослей (эдогониевых, некоторых сифоновых) венчик гладких жгутиков окружает передний конец клетки (*стефаноконтные* клетки). У гаптофитовых водорослей кроме двух верхушечных гладких жгутиков имеется третий, неподвижный, с расширением на конце (*гаптонема*), служащий для прикрепления к субстрату. Таким образом, в разных группах водорослей имеются следующие типы подвижных клеток:

- зеленые водоросли — 2—4-жгутиковые изоконтные с гладкими жгутиками (есть стефаноконтные);
- эвгленовые — 1, чаще 2 гетероморфных жгутика;
- криптомонады — 2 перистых разной длины;
- динофлагелляты — диноконтные клетки с двумя жгутиками;
- диатомовые — 1 перистый жгутик (у мужских гамет — зооидов центрических водорослей);
- гаптофитовые — 3 гладких (с гаптонемой) жгутика;
- золотистые — клетки гетероконтные с двумя гетероморфными жгутиками;
- желтозеленые — гетероконтные клетки с двумя гетероморфными жгутиками, встречаются виды с одним перистым;
- бурые водоросли — гетероконтные клетки с двумя гетероморфными жгутиками.

У большинства видов жгутики имеют ультраструктуру, характерную для всех жгутиков эукариотов: они построены из микротрубочек, расположенных в виде кольца из 9 пар по периферии и 1 пары в центре, и покрыты оболочкой, представляющей собой продолжение плазмалеммы. У мужских гамет диатомовых водорослей и у гаптонем жгутики не имеют центральной пары микротрубочек.

Базальный конец жгутика заканчивается *базальным телом*, от которого отходят внутрь клетки несколько микротубулярных структур — *жгутиковые корни*.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ (организменный уровень организации)

4.1. МОРФОЛОГИЯ

Известно несколько уровней организации талломов водорослей. Простейший из них — **одноклеточный**. Подвижные (с помощью жгутиков) клетки имеют *монадный* таллом, неподвижные — *коккоидный*. В некоторых группах водорослей (золотистые, желтозеленые) вегетативные клетки не покрыты оболочками и имеют *амебоидный* (ризоподиаальный) или *плазмодиаальный* (многоклеточный) таллом.

При соединении отдельных клеток в группы возникают **колониальные** типы организации. Колонии бывают неценобиальные и ценобиальные.

Неценобиальные колонии состоят из нефиксированного числа клеток, количество которых увеличивается по мере роста колонии. Такие колонии обычно образуются вследствие объединения клеток в слизи. Слизь может быть гомогенной, слоистой или же между клетками колонии образуются слизистые ножки. Часто отдельные клетки соединяются с помощью выростов на их поверхности.

В *ценобиальных* колониях число клеток фиксировано при образовании колонии. Рост колонии происходит за счет увеличения размеров клеток, а не их числа. Ценобиальные колонии известны у зеленых водорослей из порядков Volvocales (подвижные) (рис. 23, 1—4) и Chlorococcales (неподвижные) (рис. 23, 5, 6). Подвижные ценобии могут иметь от 8 (*Gonium*) до нескольких тысяч (*Volvox*) клеток. У *Gonium* ценобий имеет вид погруженной в слизь пластинки, у других (*Pandorina*, *Eudorina*) — вид сферы. У большинства видов вольвоксовых водорослей каждая клетка колонии способна делиться и формировать дочерний ценобий. Наиболее сложен процесс формирования ценобиев у *Volvox*. Это — крупные шаровидные колонии, поверхность которых образована несколькими тысячами двухжгутиковых клеток и окружена плотным слизистым матриксом (*инволюкрумом*). К делениям способны только 16 более крупных клеток — *гонидий*. Первое деление гонидий происходит параллельно длинной оси клетки, второе — не перпендикулярно первому, а под небольшим углом. Вследствие косых делений часть образующихся клеток более крупные, чем остальные. Из них впоследствии формируются гонидии. В результате делений сначала возникает многоклеточная пластинка, постепенно выгибающаяся в сферу. При делениях происходит неполное расхождение протопластов

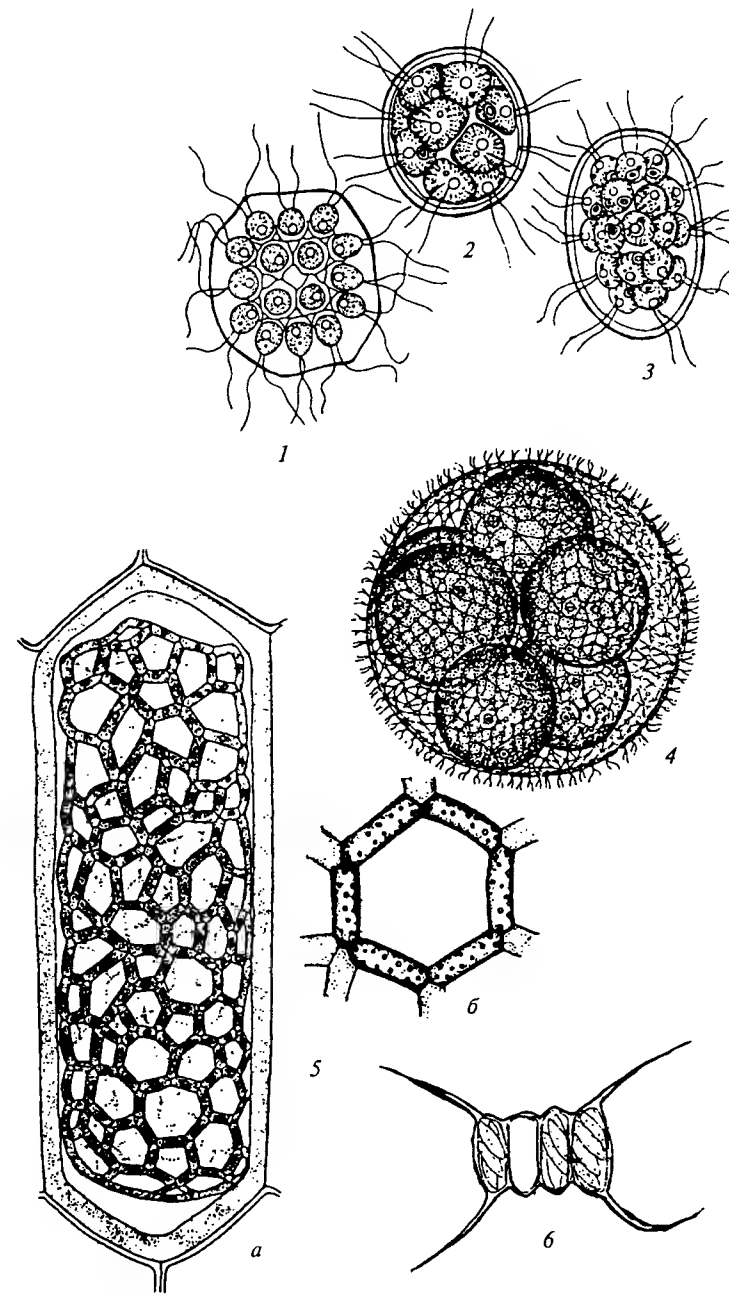


Рис. 23. Ценобиальные водоросли:

1 — *Gonium*; 2 — *Pandorina*; 3 — *Eudorina*; 4 — *Volvox*; 5 — *Hydrodictyon* (а — клетка с дочерним ценобием; б — часть таллома); 6 — *Scenedesmus*

дочерних клеток, которые остаются соединенными цитоплазматическими мостиками — плазмодесмами. Плазмодесм нет только в верхней части сферы, поэтому уже в 8-клеточной стадии развития колонии здесь вследствие напряжения, вызванного увеличением числа клеток, образуется трещина — пора. На 6-м делении образуются 64 клетки, из них 16 — гонидии, которые делятся еще раз, после чего их деления прекращаются. Остальные клетки претерпевают 11—12 делений. В результате образуются 2—4 тыс. соматических клеток и 16 гонидий. В это время все хлоропласты дочерних клеток обращены наружу, а ядра и жгутики — во внутреннюю полость. Поэтому следующий этап формирования колонии — выворачивание зародышевого шара через пору на его поверхности. После этого вокруг ценобия формируется инволюкурум, связывающий клетки колонии, а мостики между клетками разрушаются (у некоторых видов *Volvox* плазмодесмы сохраняются всю жизнь). Дочерний шар выпадает во внутреннюю полость материнского и через некоторое время освобождается через разрыв в материнской колонии.

Неподвижные ценобии могут состоять из разного числа клеток — от 2 (у *Euastropsis*) до нескольких тысяч (у *Hydrodictyon*). Ценобий водяной сеточки (*Hydrodictyon*) имеет вид сети (рис. 23, 5). В отличие от *Volvox* каждая вегетативная клетка способна к формированию колонии. В клетке образуются зооспоры, в определенных местах которых возникают периферические ленты из микротрубочек. Затем зооспоры изменяют форму, становясь похожими на клетки будущей колонии, втягивают жгутики и соединяются с помощью микротрубочек. Возникает ценобий, число клеток которого соответствует родительскому (несколько тысяч), а размер — одной родительской клетке. После разрыва ее оболочки ценобий освобождается и в дальнейшем растет лишь вследствие растяжения клеток.

У некоторых хлорококковых водорослей (*Scenedesmus*, *Coleastrum*) не образуется даже зооспор и ценобий внутри материнских клеток формируется из неподвижных спор (рис. 23, 6).

Простейший уровень организации таллома многоклеточных водорослей — **нитчатый**. Самые простые — неразветвленные нити, составленные из одинаковых клеток без плазмодесм, — фактически представляют собой один из типов неценобияльной колонии. Более сложно устроены разветвленные нити, причем ветвление может быть истинным, когда клетка в верхней части нити формирует при делении несколько дочерних, или *ложным*, при котором в слизистом чехле образуется несколько нитей, отходящих под углом друг к другу. Такой тип ветвления характерен для нитчатых синезеленых водорослей (см. рис. 14, 3).

В разветвленных нитчатых талломах возможна уже морфологическая и функциональная дифференцировка клеток (*разнонитчатый*, или *гетеротрихальный* таллом). Так, у зеленой водоросли *Draparnaldia* и красной *Batrachospermum* (рис. 31, 1) крупные осевые клетки имеют слабо развитые хроматофоры и несут главным образом опорные функции, в то время как боковые ветви состоят из мелких интенсивно окрашенных клеток, осуществляющих фотосинтез и называемых *ассимилятором*. У некоторых водорослей нити, состоящие из более крупных клеток, стелются по субстрату, а веточки поднимаются над ним.

У некоторых зеленых и желтозеленых водорослей таллом имеет *сифонокладальную* и *сифональную* организацию. В первом случае в талломе формируются нерегулярные перегородки, разделяющие его на многоядерные камеры — “клетки”; во втором — таллом вообще не имеет перегородок, которые образуются лишь для отделения поврежденной части от здоровой или при формировании органов размножения. Это не мешает сифоновым водорослям иметь сложные по форме крупные талломы (рис. 24).

У многих зеленых, бурых, красных водорослей таллом образует листовые пластинки, черешки, стебли, сформированные из ложных тканей. Часто это двухслойные мешки (у пластинчатой зеленой водоросли *Ulva*) или сплетение нитей (у красных водорослей). Настоящие ткани имеют небольшое число водорослей (главным образом бурых).

Исходным морфологическим типом, по-видимому, был монадный (клетки с жгутиками, стигмой, пульсирующей вакуолью), из которого в определенных условиях возникал *пальмеллоидный* или *гемимонадный* тип организации (группы клеток монадной организации, но без жгутиков,

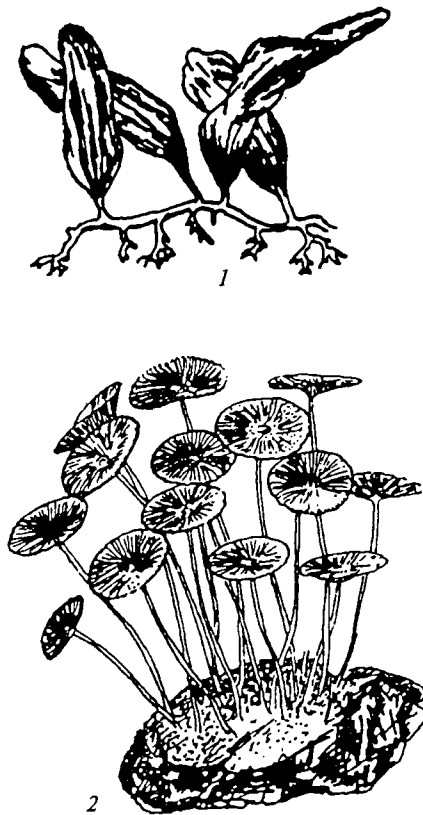


Рис. 24. Сифоновые водоросли:
1 — *Caulerpa*; 2 — *Acetabularia*

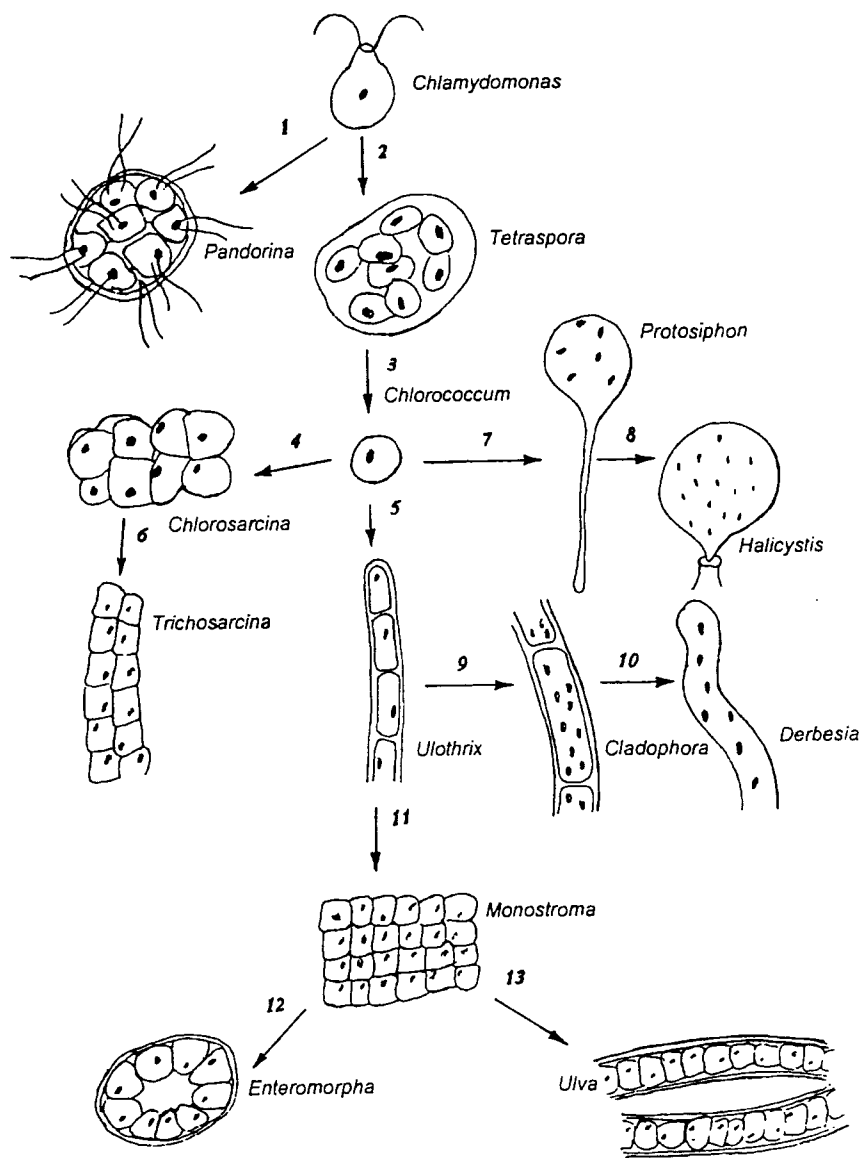


Рис. 25. Гипотетическая схема эволюции талломов зеленых водорослей.
Исходный тип — монадный:

1 — объединение клеток в колонию; 2, 3 — потеря жгутиков (пальмеллоидный и коккоидный типы); 4 — деление клеток в разных направлениях (сарциноидный таллом); 5, 6 — нерасхождение клеток после деления (нитчатый таллом); 7—10 — потеря цитокинеза (сифонокладиальный и сифональный талломы); 11—13 — деления клеток в поперечном и продольном направлениях (пластинчатые талломы); 12 — сворачивание пластинок в трубку; 13 — образование двухслойного мешка

погруженные в слизь). Из пальмеллоидного типа возник коккоидный (неподвижные клетки без стигм и пульсирующих вакуолей, имеющие клеточные стенки). Деление клеток коккоидного типа в разных направлениях привело к образованию объемных скоплений клеток — сарциноидных талломов. Из них, в свою очередь, появились, с одной стороны, линии с нитчатыми, гетеротрихальными и тканевыми (или ложнотканевыми) талломами, с другой — сифонокладиальными и сифональными (если деления ядер перестали быть сопряженными с делениями клеток) (рис. 25).

Многие группы водорослей (криптомонады, эвгленовые, диатомовые) имеют одноклеточный, реже колониальный, тип талломов; другие (бурые) — только сложно устроенные гетеротрихальные и тканевые; третьи (зеленые, желтозеленые, красные) — разнообразные типы. А поскольку водоросли, относящиеся к разным отделам и даже царствам, прошли через одни и те же этапы морфологической эволюции, наблюдаются отмеченные уже удивительные параллелизмы в разных независимо эволюционирующих группах (см. рис. 5). “Единство исходного материала и ограниченное число возможных принципов действия органов, выполняющих определенную функцию, может привести к глубоким сходствам, к исключительной полноте конвергенции” (М.С. Гиляров, 1964).

4.2. РАЗМНОЖЕНИЕ

Водоросли могут размножаться тремя способами: вегетативным, бесполом и половым.

Вегетативное размножение заключается в отделении от целого растения части вегетативного таллома, дающей начало новому таллому. Отделяться могут неспециализированные части таллома или специализированные участки, такие как *пропагулы* (“почки”) бурой водоросли *Sphacellaria* или клубеньки на ризоидах зеленой *Chara*. Деление пополам материнских клеток многих одноклеточных водорослей также можно рассматривать как вегетативное размножение.

Бесполое размножение состоит из двух этапов: формирование из протопласта материнской клетки одной или нескольких спор и выход их через разрыв оболочки. Клетка, в которой формируются споры, называется *спорангием*, причем у одних водорослей в спорангии может превращаться любая вегетативная клетка, у других — только специализированные клетки, часто формирующиеся на выростах таллома. Споры бывают подвижными (*зооспоры*) или неподвижными (*апланоспоры*). По форме они могут быть идентичны родительским талломам (*авто-*

споры одноклеточных водорослей) или резко от них отличаться (одноклеточные споры многоклеточных водорослей).

Половое воспроизведение у водорослей чрезвычайно разнообразно. Самая простая форма полового процесса — *автогамия* (*аутомиксис*), при которой сливаются ядра внутри одной клетки, в результате чего образуется диплоидная зигота. Аутомиксис известен у диатомовых водорослей, где он полезен, т.к. перед этим клетка освобождается от своей твердой скорлупы — кремниевого панциря, и образующаяся зигота (ауксоспора) может увеличиваться в размерах.

Еще одна простая форма полового процесса — слияние морфологически неразличимых вегетативных особей — различные формы *хологамии* и *конъюгации*. Встречается, в частности, у зеленых водорослей — сцеплянок. При этом типе полового процесса в зиготе могут образовываться гетерозиготные ядра и происходит рекомбинация при их редукционных делениях с появлением новых комбинаций генов.

Дальнейшее усложнение полового процесса — слияние не вегетативных клеток, а формируемых в них *гамет*. Автогамия и хологамия — не размножение, ибо в результате такого процесса число особей не увеличивается, а может даже уменьшаться (при слиянии двух особей формируется одна зигота). Функцию увеличения численности у таких водорослей берут на себя вегетативное и бесполое размножение. Когда же каждая особь формирует несколько гамет, сливающихся попарно, происходит процесс размножения. Рассмотрим генетические последствия такого размножения. Если сливаются гаметы, возникшие на одном талломе, имеет место инбридинг. При слиянии гамет, сформированных разными особями, — аутбридинг, который эволюционно лучше инбридинга (хотя и не всегда). Поскольку гаметы, сформированные в одной клетке (*гаметангии*), находятся пространственно вблизи друг от друга, вероятность инбридинга выше, чем аутбридинга. Поэтому возникла система генетической несовместимости, которая названа *гетероталлизмом*. Эта система накладывает запрет на слияние гамет, имеющих одинаковые аллели в определенном гене (локусе), называемом локусом *спаривания*. Если в геноме данного вида имеется один локус спаривания с двумя аллелями (+ и –), то вероятность инбридинга уменьшится вдвое, ибо могут сливаться лишь “плюс”-гаметы с “минус”-гаметами. Широко распространенный среди водорослей гетероталлизм не есть раздельнополость, ибо пол подразумевает морфологическое различие гамет (мужской и женской), а в простейшем случае гаметогамии — *изогамии* — происходит слияние морфологически неразличимых гамет. Таким образом, у низших форм водорослей половой процесс обходится без раздельнопо-

лости, а у некоторых даже без размножения. Половая дифференциация появляется тогда, когда возникают морфологические различия между гаметами, т.е. изогамность сменяется *анизогамностью*. Последняя также широко распространена среди водорослей. Ее простейшая форма — *гетерогамия*, при которой оба типа гамет снабжены жгутиками, но женская крупнее и менее подвижна, чем мужская. Возникает вопрос, зачем это нужно. Ведь разделение на два пола защищает от инбридинга так же, как и разделение на два типа спаривания. Одна из причин возникновения полов следующая.

По мере того как половой процесс становился процессом размножения, т.е. соотношение полового и бесполого размножения сдвигалось в пользу полового, организмы оказывались перед необходимостью “решать” важную дилемму. Для того чтобы повысить вероятность слияния несестринских гамет, необходимо продуцировать их как можно больше, но чем больше гамет, тем меньше в каждую из них заложено питательных веществ и меньше шансов выжить индивидуальной гамете и зиготе. Следовательно, проблему можно решать двумя способами: увеличением числа гамет или повышением шансов для выживания отдельной гаметы за счет умножения запасов ее питательных веществ и защиты клетками материнского организма. Каждый из этих путей представляет собой жизненную стратегию организма. В экологии принято стратегию, направленную на максимальное размножение, называть г-стратегией, а стратегию, направленную на максимальное выживание — К-стратегией. Анизогамия — это разделение г- и К-функций между двумя типами гамет: мужская гамета — носитель ядра (наследственной информации) и аппарата поиска партнера (рецепторов химических веществ — половых феромонов, выделяемых женской гаметой для привлечения мужских, и жгутиков). Женская гамета имеет ядро и запас питательных веществ, необходимых для выживания оплодотворенной зиготы. Например, женские гаметы бурой водоросли *Cutleria*, названные *макрогаметами*, вначале подвижны, а затем опускаются на дно и начинают продуцировать вещества, привлекающие подвижные мелкие мужские *андрогаметы* (половые феромоны).

Заданный в определенном направлении эволюционный толчок приводит к дальнейшему развитию: усилению защиты женской гаметы и образовавшейся вследствие ее оплодотворения зиготы. Гамета, во-первых, становится неподвижной и получает название *яйцеклетки*, во-вторых, она перестает покидать клетку, в которой сформировалась, — *оогоний*, как, например, у зеленой водоросли *Oedogonium* (рис. 26, 1). Возникает система защиты зиготы вегетативными клетками, что наблюдается у зеленой

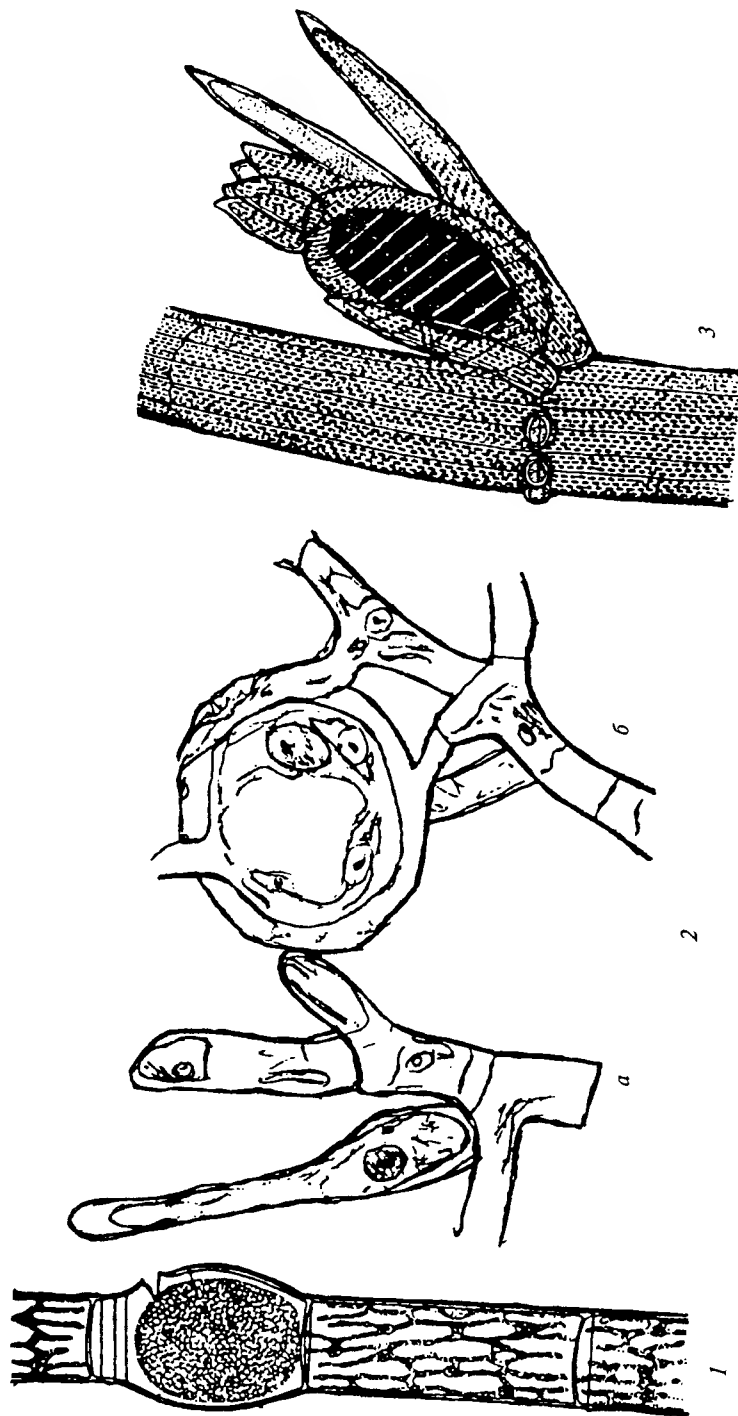


Рис. 26. Оогонии у зеленых водорослей:
1 — *Oedogonium*; 2 — *Coleochaeta* до (а) и после (б) оплодотворения; 3 — *Chara*



Рис. 27. Карпоспорофиты красных водорослей:

1 — *Platoma* (а — карпогон с трихогией; б — соединительная нить; в — ауксиллярная клетка; г — гонимобласт); 2 — *Polysiphonia* (цистокарпий и карпоспора)

водоросли *Coleochaeta* (рис. 26, 2). У видов этого рода зигота сохраняет хлоропласты и обрастает кроющими вегетативными клетками. Их выросты (протуберанцы) проходят через оболочку зиготы, что дает возможность осуществлять плацентарный транспорт питательных веществ. У харовых водорослей вегетативные клетки защищают и яйцеклетку, которая погружена в многоклеточный оогоний (рис. 26, 3). Сперматозоид проникает в оогоний через отверстие на вершине последнего (коронке). Тип полового процесса, при котором мужской подвижный сперматозоид оплодотворяет неподвижную женскую яйцеклетку, называется *оогамией*.

Вершина морфологических усложнений оогамии наблюдается у высших красных водорослей — флоридей (рис. 27). У рассмотренной выше зеленой водоросли *Coleochaeta* оогоний имеет форму бутылки с вытянутым горлышком. Такая морфологическая структура возникала независимо в разных эволюционных группах, в частности, у красных водорослей, сумчатых грибов и цветковых растений. В брюшной части оогония красных водорослей, называемого *карпогоном*, имеется ядро, но нет яйцеклетки, покрытой обособленной оболочкой, т.е. карпогон — это гаметангий без гамет. Мужские гаметы красных водорослей формируются в специальных клетках — *антеридиях*. Они лише-

ны жгутиков и называются *спермациями*. Спермации не имеют клеточной стенки и могут совершать амебоидные движения, что свидетельствует об амебоидном предке красных водорослей. Спермации прилипают к отверстию вытянутой части карпогона — *трихогине* и через нее переливают содержимое в брюшную часть карпогона. Ядро спермация сливается с ядром карпогона, после чего из брюшной части карпогона вырастают соединительные (*ообластемные*) нити, в которые переходят митотически разделившиеся диплоидные ядра зиготы. Соединительные нити сливаются с крупными, богатыми густым содержимым питающими, или *ауксиллярными*, клетками, после чего начинается пролиферация диплоидной клетки и формирование многоклеточного *гонимобласта*. В конечных клетках нитей гонимобласта образуются диплоидные *карпоспоры* (рис. 27, 1). У наиболее высокоорганизованных багрянок из класса флоридей гонимобласт защищен от возможных повреждений оберткой из гаплоидных клеток и называется *цистокарпием*, а карпоспоры выходят наружу через его отверстие (рис. 27, 2).

4.3. ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ

Жизненные циклы включают следующие фазы развития: вегетативный рост, бесполое спороношение, половой процесс, покоящиеся стадии.

Важнейшие критические моменты на различных стадиях развития показаны ниже.

Место мейоза в цикле. Поскольку при половом процессе в результате слияния гамет и их ядер происходит удвоение набора хромосом, то в последующем в какой-то момент цикла развития наступает редукционное деление ядер — мейоз, который бывает у разных водорослей:

- 1) *гаметический* — при формировании гаплоидных гамет на диплоидном талломе (например, у бурой водоросли *Fucus*);
- 2) *спорический* — при формировании гаплоидных спор бесполого размножения на диплоидном талломе (у бурой водоросли *Laminaria*);
- 3) *зиготический* — при формировании гаплоидных талломов или спор из диплоидной (часто покоящейся) зиготы (у вольвоксовых и хлорококковых зеленых водорослей);
- 4) *соматический* — при формировании гаплоидных вегетативных клеток на диплоидном талломе (у зеленой водоросли *Prasiola*).

Способ формирования спор.

1. *Митоспоры*. Возникают вследствие митоза. Бывают гаплоидными или диплоидными в зависимости от пloidности талло-

ма, на котором они сформировались. Функционально могут выполнять роль спор бесполого размножения (прорастать в новый таллом) или гамет.

2. *Мейоспоры*. Возникают вследствие мейоза, поэтому формируются только на диплоидном талломе (или из зиготы). Функционально также могут быть спорами бесполого размножения или гаметами.

Наличие и морфология чередующихся в цикле развития вегетативных генераций, имеющих гаплоидные и диплоидные ядра. Протяженность вегетативной фазы выражается числом митозов между двумя половыми репродукциями. Выделяют следующие жизненные циклы водорослей:

1. *Бесполой*. Половой процесс отсутствует. Размножение осуществляется гаплоидными митоспорами (у зеленой водоросли *Chlorella*, многих фитофлагеллят — эвгленовых, криптонад и др.).

2. *Гаплоидный* (рис. 28, 1). На гаплоидном вегетативном талломе формируются митоспоры бесполого размножения (дающие начало новым особям) и гаметы, после слияния которых образуются покоящиеся зиготы. Мейоз зиготический. Характерен для многих флагеллят и зеленых водорослей.

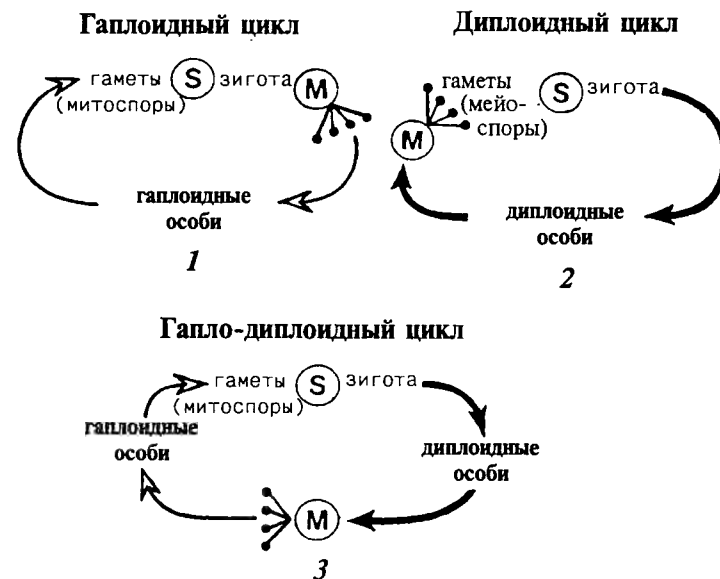


Рис. 28. Схематическое изображение жизненных циклов водорослей: 1 — гаплоидный; 2 — диплоидный; 3 — гапло-диплоидный; тонкая стрелка — гаплоидная стадия цикла, толстая — диплоидная; S — сингамия (кариогамия); M — мейоз (Vallro et al., 1992)

3. **Диплоидный** (рис. 28, 2). На диплоидном вегетативном талломе формируются мейоспоры, функционирующие, как гаметы. Зигота прорастает в новую диплоидную особь без периода покоя. Гаплоидны только гаметы (гаметический мейоз). Характерен для диатомовых водорослей и некоторых бурых (*Fucus*).

4. **Гаплоидно-диплоидный** (рис. 28, 3). Включает чередование во времени и пространстве гаплоидных и диплоидных ядер в вегетативных талломах. На гаплоидном талломе могут формироваться два типа митоспор: вегетативные и генеративные. Первые прорастают в такой же вегетативный таллом, вторые, сливаясь, дают начало диплоидному таллому. На нем также могут формироваться два типа спор: диплоидные митоспоры, прорастающие в такой же диплоидный таллом, и гаплоидные мейоспоры, прорастающие в гаплоидный таллом. Поскольку гаметы при таком цикле формируются только на гаплоидном талломе, его называют **гаметофитом**, а диплоидный таллом, дающий споры бесполого размножения, — **спорофитом**. В зависимости от морфологии гаметофита и спорофита может быть несколько типов гаплоидно-диплоидного цикла:

А. Изоморфный. Гаметофит и спорофит морфологически неразличимы. Этот тип самый распространенный и встречается среди зеленых (*Ulva*, *Cladophora*), бурых (*Ectocarpus*) и красных (*Polysiphonia*) водорослей.

Б. Гетероморфный. Гаметофит и спорофит морфологически различаются. Возможны следующие подтипы:

а. Спорофит макроскопический, гаметофит микроскопический. У бурой водоросли *Laminaria* диплоидные растения имеют хорошо развитые ризоиды, мощный многолетний стебель, крупную листовую пластинку, на поверхности которой развиваются зооспорангии с гаплоидными мейоспорами. Последние формируют микроскопические гаплоидные мужские и женские заростки-гаметофиты, состоящие всего из нескольких клеток и дающие начало сперматозоидам и яйцеклеткам (рис. 29, 1).

б. Гаметофит макроскопический, спорофит микроскопический. Красная водоросль *Porphyra* имеет вид крупной листовой пластинки, несущей карпогоны и антеридии (гаметофит). После оплодотворения карпогона развиваются диплоидные карпоспоры, которые прорастают в нитевидный микроскопический диплоидный таллом, развивающийся в раковинах моллюсков. Последний в прошлом, до того как был исследован жизненный цикл порфиры, считали самостоятельной водорослью, которой было присвоено родовое название *Conchocelis* (рис. 29, 2).

в. Спорофит и гаметофит макроскопические, но морфологически сильно различаются. У бурой водоросли *Cutleria* гаметофиты представляют собой однолетний ветвящийся кустик вы-

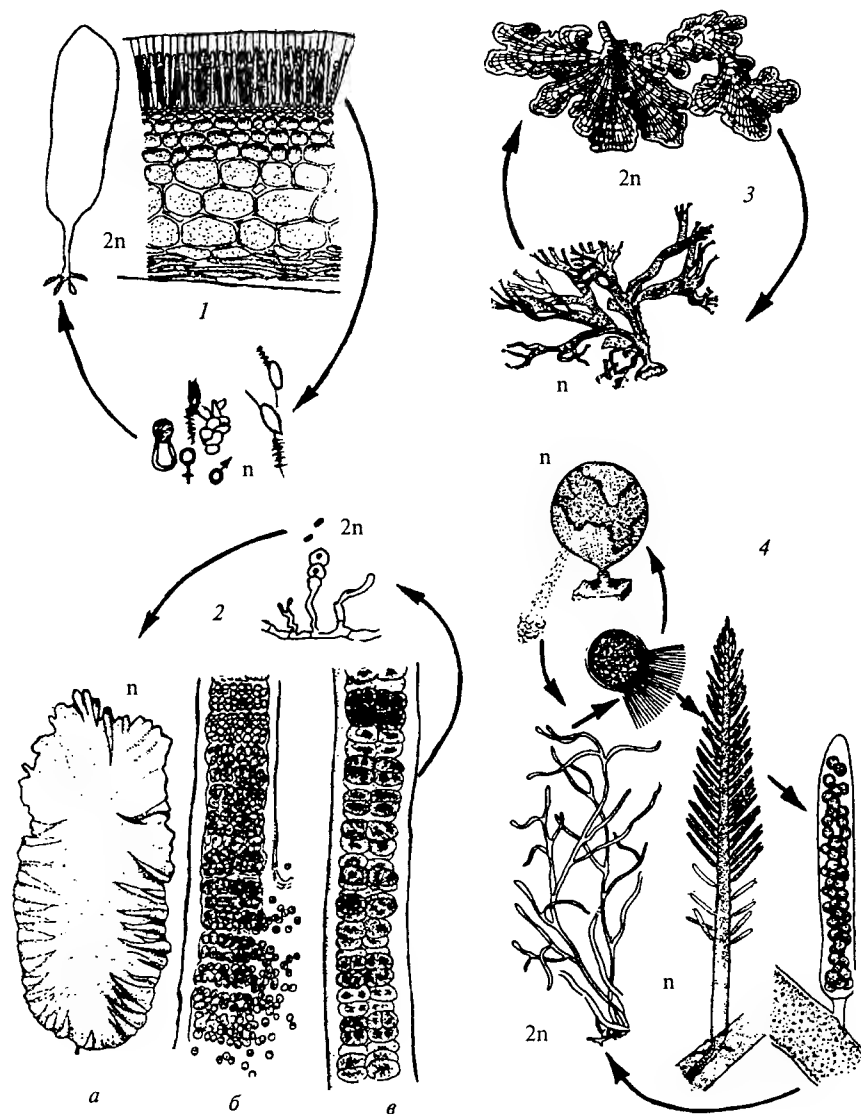


Рис. 29. Варианты гетероморфных жизненных циклов:

1 — *Laminaria*: диплоид — макроскопический спорофит, гаплоиды — микроскопические мужские и женские заростки; 2 — *Conchocelis* — *Porphyra*: диплоид — микроскопический нитевидный, гаплоид — макроскопический пластинчатый (а — внешний вид; б — сперматии; в — карпоспоры); 3 — *Aglaozonia* — *Cutleria*: диплоидный спорофит — плоская корочка, гаплоидный гаметофит — кустик; 4 — *Derbesia* — *Halicystis*; *Derbesia* — *Bryopsis*: диплоидный спорофит — разветвленный кустик с стефаноконтными зооспорами; гаплоидные гаметофиты — пузыревидный и перистый

сотой до 15 см, на выростах которого развиваются гаметангии, формирующие крупные малоподвижные женские макрогаметы и мелкие мужские андрогаметы (гетерогамия). После их слияния вырастает диплоидный спорофит, имеющий распростертый по субстрату корковидный таллом диаметром до 10 см и относимый ранее к особому роду *Aglaozonia* (рис. 29, 3). На спорофите могут формироваться диплоидные (митоспоры) и гаплоидные (мейоспоры) зооспоры. Первые дают начало такому же спорофиту, вторые — гаплоидному гаметофиту *Cutleria*.

Еще более своеобразен жизненный цикл некоторых зеленых сифоновых водорослей (рис. 29, 4). Диплоидный спорофит, получивший название *Derbesia*, имеет таллом, состоящий из стелющихся нитей, от которых отходят вертикальные сильно разветвленные отростки. На них формируются шаровидные спорангии, дающие крупные стефаноконтные (с венчиком жгутиков) зооспоры, которые могут быть диплоидными (митоспоры) или гаплоидными (мейоспоры). Первые прорастают, давая начало такому же спорофиту, вторые формируют гаплоидные гаметофиты.

Разные виды *Derbesia* могут давать начало морфологически различным гаметофитам. Одни прорастают в пузыревидные талломы, развивающиеся на известковых красных водорослях и получившие название *Halicystis*, другие — в вертикально поднимающиеся перисто-разветвленные талломы (*Bryopsis*). Оба типа гаметофитов могут размножаться вегетативно или же образуют гетерогаметы. После их слияния формируется зигота, прорастающая в диплоидный таллом типа *Derbesia*. Цитологические исследования показали, что у некоторых видов *Derbesia* ядра в зиготе не сливаются, поэтому их таллом содержит смесь ядер двух родителей (дикарион).

Слияние ядер (кариогамия) и последующий мейоз происходят в периферийной области спорангиев перед формированием мейоспор.

5. *Гаплоидно-диплоидно-диплоидный*. У высших красных водорослей флоридей на гаметофите формируется диплоидный карпоспорофит, состоящий из соединительных нитей и цистокарпиев с карпоспорами и растущий паразитически на гаплоидном гаметофите (см. с. 27). Карпоспоры дают начало диплоидному спорофиту. Таким образом, в цикле имеется третья (диплоидная) генерация — карпоспорофит, паразитирующий на гаметофите.

Итак, основная линия эволюции биоты — переход от гаплоидного состояния ядер в вегетативных клетках к диплоидному. Возможно, удвоение генома необходимо для защиты от рецессивных мутаций. У водорослей и споровых растений широко развита смена генераций, которую нельзя рассматривать только

как переход от гаплоидности к диплоидности (такой переход слишком затянулся), но которая имеет свои преимущества, например, в гибком реагировании на изменение условий жизни. Гаплоидные особи быстрее размножаются, поэтому для них благоприятны условия, способствующие г-отбору, диплоидные — более устойчивы к неблагоприятным условиям жизни, способствующим отбору К-стратегов. У споровых растений диплоидные спорофиты ведут наземный (или шире, — прикрепленный) образ жизни, а гаплоидные гаметофиты, продуцирующие подвижные гаметы, — водный. Водоросли благодаря образованию разнообразных мито- и мейоспор могут наряду с чередованием гаплоидных и диплоидных генераций длительное время существовать только в одной какой-либо фазе. Переход от одной фазы цикла к другой у многих водорослей обусловлен адаптациями к изменившимся условиям жизни. Например, красная водоросль *Porphyra* на макроскопическом гаметофите формирует диплоидные карпоспоры, которые зимой претерпевают редукционное деление (мейоспоры) и прорастают в такой же гаметофит, а летом прорастают без редукции в микроскопический диплоидный спорофит *Conchocelis*. На диплоидном спорофите бурой водоросли *Ectocarpus* при пониженной температуре формируются одногнздные зооспорангии, в которых образуются мейоспоры, прорастающие в гаплоидный гаметофит. При повышенной температуре вместо них образуются многогнздные зооспорангии с диплоидными зооспорами (митоспорами), прорастающими в такой же диплоидный спорофит. При формировании стефаноконтных зооспор зеленой сифоновой водоросли *Derbesia* (диплоидный спорофит) в условиях длинного дня происходит мейоз и они прорастают в гаплоидный пузыревидный *Halicystis*; в условиях короткого дня зооспоры образуются без мейоза и прорастают в диплоидный нитевидный таллом *Derbesia*.

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ (популяционно-биоценотический уровень)

Вследствие простого строения, быстрого размножения и чрезвычайного разнообразия внутриклеточных химических соединений (пигментов, ферментов, полисахаридов) водоросли широко распространены по земному шару, встречаясь в самых разнообразных местах. Некоторые синезеленые водоросли из рода *Oscillatoria* развиваются в термальных водах при температуре почти 90°, а массовое размножение зеленой водоросли *Chlamydomonas nivalis* происходит даже при отрицательных температурах,

вызывая образование кроваво-красных пятен на снегу (благодаря накоплению в клетках специфического каротиноида астаксантина). Водоросли — самые глубоководные растения, развивающиеся на дне океана до глубины свыше 250 м. Хотя многочисленные водоросли встречаются на суше, большая их часть — водные организмы.

По способности развиваться в соленой воде водоросли разделяют на пресноводные и морские виды. И те и другие могут обитать в толще воды (*планктонные водоросли*) или на поверхности субстратов — морского дна или находящихся на дне других организмах (*бентосные водоросли*).

5.1. ПЛАНКТОННЫЕ ВОДОРОСЛИ

В толще воды обитает огромное число видов водорослей из большинства отделов (кроме бурых и красных, у которых в планктоне могут находиться только зооспоры и гаметы). Некоторые группы водорослей (фитофлагелляты) развиваются исключительно в планктоне, на дно опускаются лишь их покоящиеся структуры — цисты. Поскольку удельная масса водорослевых клеток выше воды, планктонные формы приобрели многочисленные приспособления, помогающие увеличить длительность их нахождения в толще воды.

Подвижность. Все водоросли, клетки которых имеют жгутики, являются планктонными формами. Прекращение движения приводит к опусканию на дно, как это происходит с пловцом, переставшим двигать руками и ногами.

Размеры клеток. Планктонные формы, как правило, имеют мелкие размеры клеток, ибо чем меньше размер тела, тем больше его удельная поверхность.

Форма клетки. Вытянутая форма более плавуча, чем круглая, поэтому многие планктонные водоросли (например, диатомовые из рода *Nitzschia*) представляют собой веретеновидные или игловидные клетки.

Выросты клеточной стенки, повышающие плавучесть (см. рис. 23, 6).

Образование плоских колоний. Клетки некоторых видов, соединяясь боковыми поверхностями, образуют колонии в виде плотиков (см. рис. 14, 1), что повышает их удельную поверхность. Клетки других видов погружены в слизь, которая снижает удельную массу колонии и повышает ее удельную поверхность (см. рис. 15, 4).

Различные включения в клетках, снижающие плотность тела. Клетки планктонных синезеленых водорослей содержат *газовые вакуоли* (пузырьки, наполненные воздухом), у многих желтозеле-

ных, диатомовых и других водорослей в качестве запасных продуктов накапливается легкое масло.

По глубине нахождения организмов планктон разделяют на нейстон и собственно планктон. *Нейстон* представляет собой комплекс организмов, находящихся в поверхностной пленке воды. Это главным образом активно плавающие фитофлагелляты. Некоторые из них вообще находятся на поверхности воды (*эпи-нейстон*). Нейстон наиболее характерен для мелких пресноводных водоемов, хотя встречается и в морях.

Видовой состав, интенсивность развития планктонных организмов и глубина их погружения зависят от ряда физических и химических факторов; важнейшие из них — освещенность и химический состав воды в водоеме.

Освещенность. Проникновение света в толщу воды уменьшается по экспоненциальному закону, согласно уравнению: $I_z = I_0 e^{-kz}$, где I_z — интенсивность света на глубине z , I_0 — интенсивность света на поверхности воды, e — основание натуральных логарифмов (2,783), k — коэффициент рассеивания, зависящий от прозрачности воды и спектральной характеристики света (рис. 30). Параллельно падению освещенности падает и концентрация клеток водорослей. Поэтому наиболее интенсивно фитопланктон развивается на небольшой глубине (в морях — до 50 м).

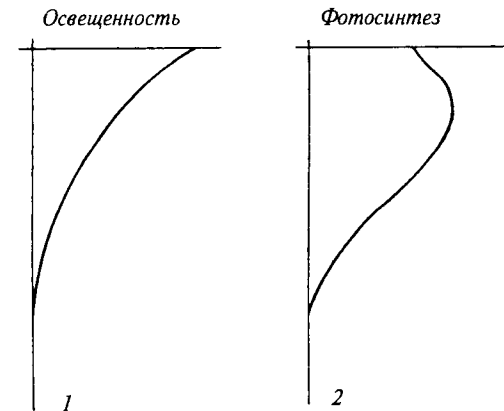


Рис. 30. Падение освещенности (1) и концентрации клеток фитопланктона (2) с увеличением глубины

Химический состав воды. По содержанию биогенных элементов (азота, фосфора, микроэлементов и органических веществ) в воде водоемы разделяют на *олиготрофные* (чистые), *мезотрофные* (слабо загрязненные), *эвтрофные* (интенсивно загрязненные) и *дистрофные* (с высоким содержанием органических веществ, в частности, гуминовых кислот). Разные виды водорослей предпочитают различную степень трофности. Многие фитофлагелляты, зеленые и синезеленые водоросли предпочитают эвтрофные водоемы с высоким содержанием органических веществ, в то время как диатомовые — бедные олиготрофные.

Общая продуктивность фитопланктона в озерах разной трофности следующая: олиготрофные озера — 5—50 г углерода с 1 м² поверхности в год; мезотрофные озера — 50—150; эвтрофные — 150—500 и дистрофные — 10—100 г.

Существует обратная зависимость между трофностью и освещенностью: чем выше содержание органических веществ в воде, тем ниже ее прозрачность и, следовательно, тем быстрее будет падать освещенность с глубиной. В связи с этим морской (*пеллагический*) планктон разделяют на две зоны: *океаническую* (в открытом океане) и *неритовую* (шельфовую). Океаническая зона олиготрофна, свет в ней проходит на значительную глубину, соответственно планктон находится в гораздо большем слое воды, однако концентрация клеток невелика вследствие недостатка элементов питания. Зона шельфа часто эвтрофна, здесь в поверхностных слоях воды высокая концентрация водорослей, но вследствие низкой прозрачности воды их концентрация с глубиной быстро падает из-за недостатка света.

Спектральный состав света. При прохождении через толщу воды происходит разложение спектра светового луча. В сине-фиолетовой части спектра коэффициент рассеивания (*k*) высокий, в зеленой — он падает, а в красной — опять растет. Поэтому интенсивность частей спектра на разных глубинах сильно различается. В средних широтах десятикратное уменьшение интенсивности красного света происходит на глубине 3,6 м, сине-фиолетового — 5,3 м, зеленого — 6 м. Это влияет на распределение по вертикали групп водорослей, обладающих разными пигментами: зеленые водоросли преобладают в поверхностной зоне водоема, где высока интенсивность красного света, а красные — на больших глубинах, куда проходит в основном зеленый цвет. Известны факты хроматической адаптации у некоторых водорослей: клетки синезеленой *Oscillatoria saneta* на зеленом свету краснели, а на красном становились сине-фиолетовыми.

До недавнего времени продуктивность океана считали равной 30—60 млрд т углерода в год, что в несколько раз ниже продуктивности наземных растений (172 млрд т). При проведении расчетов исходили из представлений о том, что в океане нет фотосинтезирующих организмов с размерами клеток менее 3—5 мкм, поэтому для оценки интенсивности накопления углерода планктонные водоросли, находящиеся в определенном объеме воды, собирали на фильтрах с соответствующими размерами пор. Наиболее продуктивными оказывались эвтрофные (загрязненные органикой) прибрежные воды небольшого объема (в толще нескольких десятков метров). Затем, однако, в морском планктоне были обнаружены фотосинтезирующие клетки очень

мелких, бактериальных, размеров (0,2—2 мкм), получившие название *пикопланктона* (от испанского *pico* — малая величина). В основном, это синезеленые (с преобладанием видов рода *Synechococcus*), но встречаются также мелкие эукариоты (гаптофитовые водоросли кокколитофорида и др.). В 1 л их численность достигала 10⁷ клеток! Естественно, что при использовании фильтров с крупными порами вклад пикопланктона в первичную продукцию океана не мог учитываться. А он оказался огромным — порядка 70% общей продукции фотосинтеза. Таким образом, годовая продуктивность океана составляет 187 млрд т углерода и превышает продуктивность наземных растений. Учет пикопланктона внес коррективы не только в общую продуктивность, но и в экологию планктонных водорослей. Оказалось, что пикопланктон преобладает не в прибрежных водах, а в олиготрофной океанической зоне, которую раньше считали малопродуктивной. Резко увеличилась и глубина продуктивной толщи воды — до 150 м, ибо преобладающие в пикопланктоне синезеленые водоросли улавливают с помощью фикобилипротеинов свет, проходящий на большую глубину.

Планктонные водоросли являются первичным звеном длинной пищевой цепи в водных экосистемах. Это обусловлено интересной особенностью планктонных водорослей — быстрым размножением, как видно из табл. 2, составленной по расчетам известного гидробиолога В.Г. Богорова.

Таблица 2

Биомасса и продуктивность морского фито- и зоопланктона

Группы организмов	Биомасса, млрд т	Продуктивность, млрд т
Водоросли	1,7	550,2
Животные	32,5	56,2

Масса морских животных превышает массу водорослей в 19 раз, однако годовая продукция водорослей превышает продукцию животных почти в 10 раз. Это обусловлено тем, что продуктивность животных по сравнению с их биомассой незначительна (превышает в 1,7 раза), в то время как продуктивность водорослей больше их биомассы в 324 раза. Таким образом, биомасса водорослей создается заново почти ежедневно!

Экологическое значение планктонных водорослей не ограничивается лишь первичной продукцией углерода в океане. При наступлении благоприятных погодных условий многие одноклеточные водоросли быстро размножаются и их популяции

возрастают до гигантских размеров, а поскольку некоторые виды выделяют в окружающую среду токсические метаболиты, это приводит к гибели беспозвоночных животных и рыб. Отравление воды часто вызывают виды динофитовых и золотистых водорослей. Их покоящиеся клетки — цисты — опускаются на дно и могут длительное время сохраняться там. Глубоководные морские течения поднимают цисты, после чего происходит массовое размножение водорослей, которые окрашивают воду в коричневатый или красноватый цвета (красные приливы).

5.2. БЕНТОСНЫЕ ВОДОРОСЛИ

В зависимости от субстрата, на (или в) котором развиваются бентосные водоросли, их называют *эпифитными* (на более крупных растениях), *эпилитными* (на камнях), *эпизойными* (на животных), *эпипелитными* (на рыхлых субстратах — песке, иле), *эндоцитными* (сверлильщики, живущие в известковых субстратах, часто в известковых отложениях морских красных водорослей и кораллов), *эндофитными* (внутри растений, часто паразиты), *эндозойными* (внутри животных, часто симбионты).

В морях бентосные водоросли занимают огромную зону, которую разделяют на подзоны: супралитораль, литораль и сублитораль.

Супралитораль — зона суши, пограничная с океаном, зона “водяных брызг”. Обитающие здесь водоросли (главным образом микроскопические) приспособлены к длительным периодам высыхания, т.е. имеют черты наземных водорослей. Типичные представители этой группы — зеленые водоросли из рода *Prasiola*. Их пластинчатые талломы, состоящие из скопления мелких клеток, покрывают прибрежные скалы, особенно в местах птичьих базаров, где субстрат богат азотсодержащими веществами.

Литораль — площадь, ограниченная верхней точкой прилива и нижней точкой отлива. Следовательно, литораль одну часть суток покрыта водой, другую — остается открытой. В этой зоне преобладают бурые водоросли — фукоиды (*Fucus* и другие родственные роды). Благодаря наличию в талломе воздушных полостей, фукусы во время прилива принимают прямостоячее положение, а при отливе ложатся на субстрат.

Сублитораль постоянно находится под водой. Она разделяется на верхнюю и нижнюю. Верхняя сублитораль (глубиной до 25 м) покрыта густыми зарослями водорослей. Это — крупные бурые водоросли макрофиты (*Laminaria*, *Macrocystis* и др.), зеленые (сифоновые, сифонокладиевые, ульвовые) и красные. Исползовать очень слабый свет им помогают хлорофилл *c* (у бу-

рых), фикоэритрин (у красных) и каротиноиды — фукоксантин (у бурых), сифоноксантин (у сифоновых и ульвовых). В нижней сублиторали водоросли редкуют из-за дефицита освещения, который усугубляется экранированием света хлоропластами фитопланктона: хлорофилл планктонных водорослей играет роль светофильтра, поглощающего синий и красный свет, а фикоэритрин пикопланктонных цианей экранирует зеленый свет. Хотя в Адриатическом море экземпляры бурой ламинарии находили на глубине до 200 м, наиболее глубоководные водоросли — багрянки. На каменистых плитах в районе Багамских островов обнаружены заросли красных водорослей на глубине 268 м, куда проникает лишь 0,0005% солнечной радиации. Чтобы при столь слабой освещенности поглотить максимальное количество солнечной энергии, клетки их талломов располагаются параллельными вертикальными рядами, ориентированными на солнце в зените. Такие колонны поддерживаются вертикальными известковыми перегородками.

Заросли морских бентосных водорослей вносят огромный вклад в продуктивность океана, примерно равный вкладу фитопланктона шельфовой зоны. Однако только накоплением органического вещества роль водорослей не ограничивается. Заросли водорослей в морях и океанах (а отчасти и в пресных водоемах) формируют важнейшую экологическую нишу — зону жизни для огромного числа животных — от простейших до позвоночных, которые не только питаются водорослями, но используют их в качестве убежища, субстрата для откладки икры и т.п. Отмершие талломы планктонных и бентосных водорослей, опускаясь на дно, составляют важный компонент детрита — первичного звена короткой пищевой цепи глубоководных и донных морских животных.

Кроме первичной продукции фотосинтеза, за счет которой существуют почти все остальные океанические организмы, водоросли синтезируют и выделяют в окружающую среду огромное количество разнообразных биологически активных веществ: витаминов, гормонов, антибиотиков и др. Достаточно сказать, что бентосные макроводоросли ежегодно выделяют в воду почти 10 тыс. т органических соединений, содержащих бром, а планктонные водоросли — примерно 1 млн т соединений йода. Запах моря — это запах водорослей. Освобождающиеся галогены могут оказывать глобальное влияние на состояние околоземной атмосферы, разрушая озон. Озоновые дыры, расширением которых обеспокоены ученые ряда стран, причиной своего возникновения имеют не только хозяйственную деятельность человека, но и выброс галогенов Мировым океаном.

Хотя наземные водоросли и распространены вплоть до пустынь, они уступают водным как по видовому составу, так и по численности. Наземные водоросли образуют две экологические группы: *почвенные* и *водно-воздушные*. Многие водоросли живут в почве, причем обогащают ее не только органическим веществом, но и азотом, ибо синезеленые водоросли, как и некоторые другие прокариоты, способны фиксировать молекулярный азот воздуха. Среди водно-воздушных преобладают зеленые водоросли, которые поселяются на деревьях, образуя налеты на стволах. Чаще других встречаются представители родов *Trentepohlia* и *Desmococcus* (син. *Pleurococcus*). Поскольку среда их обитания подвержена частому подсыханию, клетки покрыты толстыми, многослойными оболочками, содержат большой запас питательных веществ. Талломы *Trentepohlia* представляют собой короткие гетеротрихальные цепочки, стелющиеся по коре. Основной запасной продукт в клетках — масло, в котором растворены каротиноиды. Поэтому при сильном развитии водорослей кора покрывается кирпично-красным налетом. Зооспорангии и гаметангии, формирующиеся из конечных клеток ответвлений, не освобождают подвижные клетки в среду до тех пор, пока остаются на талломе. При созревании они целиком отделяются, разносятся дождевыми брызгами или ветром и в капле воды образуют зооспоры или гаметы. Таллом *Desmococcus*, представляющий собой пачки или короткие нити, состоящие из нескольких зеленых клеток (поэтому его налеты на коре зеленые), вообще утратил способность к половому и бесполому размножению и размножается лишь делением клеток.

ГЛАВА 6. ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Водоросли с давних времен использовались народами, живущими в прибрежной зоне, как дополнительный источник питания. В последние годы области практического их использования значительно расширились.

1. **Употребление в пищу.** Из водорослей приготавливают свежие и консервированные продукты питания, которые известны под названиями “морская капуста” (бурая *Laminaria*), зеленый и красный морские салаты (зеленые водоросли *Ulva* и *Enteromorpha* и красная *Porphyra* соответственно). Разнообразные вещества, получаемые из водорослей, используют в пищевой промышленности в качестве желатинозных веществ, размягчите-

лей, витаминизированных и ароматических добавок, красителей и проч.

2. **Использование на корм скоту.** Талломы макрофитов добавляют к кормам. Они оказывают благотворное действие на развитие домашних животных (повышают яйценоскость кур, улучшают качество меха пушных зверей и т.д.). Микроскопические водоросли, в частности *Chlorella*, входят в рационы кормов для рыб, выращиваемых в садках в условиях аквакультуры.

3. **Использование в промышленности.** В состав клеточных оболочек и слизи бурых и красных водорослей входит большое число углеводов. Красные водоросли продуцируют багрянковый крахмал (α -глюкан с разветвленной цепочкой, с. 15) и уникальные углеводы — сульфированные галактаны (полимеры галактозы, содержащие серу) — каррагинаны, агароза (агар—агар), порфиран. У бурых водорослей выделяются β -глюкан ламинарин, шестиатомный спирт маннит и линейные полисахариды D-маннуриновой и L-гулуриновой кислот — альгинаты. Все они нашли широкое хозяйственное использование (табл. 3).

Таблица 3

Использование фикоколлоидов в народном хозяйстве

Производственные направления	%
Детергенты и моющие средства	16
Текстильная промышленность	14
Производство клея	12
Производство бумаги	10
Лакокрасочная промышленность	9
Пищевая промышленность	8
Лекарственные и косметические средства	7
Прочее (включая лабораторное культивирование микроорганизмов)	24

Альгинаты чаще всего получают из бурых водорослей *Ascomphyllum*, *Laminaria*, *Macrocystis*, *Sargassum*; агар — из красных *Gelidium*, *Pterocladia*, *Anfelta*, *Phyllophora*. Сейчас в мире ежегодно добывают свыше 7 тыс. т агара, 13 тыс. т каррагинана, 22 тыс. т альгинатов.

4. **Приготовление удобрений.** Высушенные, размельченные водоросли — прекрасные органические удобрения, улучшающие структуру почвы. В отличие от органических удобрений, получаемых компостированием остатков высших растений, они не содержат семян сорных растений и спор фитопатогенных грибов.

5. **Очистка сточных вод.** Водоросли поглощают различные примеси, попадающие в воду с промышленными, коммунальными и сельскохозяйственными стоками, поэтому применяются в качестве биофильтров.

6. **Использование неорганических скелетов ископаемых водорослей** — силикофлагеллят, диатомей, кокколитофоридов. Особый интерес для промышленности представляет минерал *диатомит*, огромные залежи которого (свыше 50 трлн м³) обнаружены в Западной Сибири. Из него можно изготавливать строительные материалы, стекловолокно, оптический кварц, влагопоглощающий материал (сорбент) и другие материалы различного назначения. О широком использовании в народном хозяйстве мела, образованного известковыми чешуйками — кокколитами гаптофитовых водорослей кокколитофорид, говорить не приходится.

В связи с возросшим потреблением дикорастущих водорослей широкое распространение получило их культивирование, чтобы повышать заготовки водорослей без истощения их природных запасов.

Культивирование микроскопических водорослей. Наиболее хорошо разработана технология культивирования одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella*. В Средней Азии, где много солнечного света и поэтому высока интенсивность фотосинтеза, хлореллу выращивают *открытым* способом в круглых бассейнах с циркулирующей водой. В таких условиях получают 20—25 г/м² поверхности (0,2—0,5 г/л) сухой биомассы в сутки. При использовании проточного культивирования в *замкнутых* ферментерах с автоматической регуляцией условий роста можно повысить продуктивность хлореллы в 10—100 раз по сравнению с культивированием открытым способом.

В последние годы возрос интерес к культивированию синезеленых водорослей, которые вследствие примитивного прокариотного строения в благоприятных условиях быстрее других водорослей накапливают биомассу. Кроме того, как указывалось выше, многие синезеленые водоросли подобно другим прокариотам (клубеньковым бактериям, азотобактеру) способны связывать атмосферный азот, поэтому их биомасса богата азотсодержащими соединениями. Мексиканские ацтеки и жители побережья африканского озера Чад издавна использовали синезеленую водоросль *Spirulina* в пищу. На мексиканском озере Тексоко развращено промышленное использование спироулины, годовой урожай которой составляет там несколько тысяч тонн. Спирулину выращивают и некоторые фирмы в России.

Культивирование макрофитов. Во многих странах (в Японии, КНР, на Филиппинах), а также в некоторых приморских райо-

нах России созданы фермы по выращиванию макроскопических водорослей. В качестве субстратов для их роста используют очищенные от обрастателей (водорослей и бентосных беспозвоночных животных) подводные скалы, каменные или бетонные блоки, помещенные на плоский грунт, горизонтальные или вертикальные сетки, бамбуковые палки и прочее. Как и при наземном сельскохозяйственном производстве, выращивают рассадку (в камерах с морской водой), высаживают ее на субстраты, вносят удобрения, проводят борьбу с сорными растениями, вредителями и болезнями, убирают урожай. О масштабах этих работ свидетельствуют следующие данные: в КНР и Японии красную водоросль *Porphyra* культивируют на площади 75 тыс. га и получают ежегодный урожай около 30 тыс. тонн сухого вещества; в добыче, производстве и переработке порфиры участвует почти 300 тыс. человек; стоимость продукции составляет примерно 500 млн американских долларов. Бурую водоросль *Laminaria* выращивают на площади приблизительно 100 тыс. га при ежегодном урожае свыше 1 млн т. В меньших масштабах выращивают зеленые морские водоросли *Enteromorpha*, *Caulerpa* и др.



СИСТЕМА ВОДОРΟΣЛЕЙ

ГЛАВА 7. ВВЕДЕНИЕ В СИСТЕМУ

7.1. ЦЕЛИ СИСТЕМАТИКИ

Существовавшие длительное время системы водорослей не были филогенетическими. Систематики, руководствуясь принципами, заложенными еще К. Линнеем, и на основании сравнения отдельных организмов по комплексу морфологических признаков (размерам, форме, окраске и т.п.) объединяли их в виды, роды, семейства и другие таксоны, имеющие иерархическую соподчиненность. Подобные системы призваны каталогизировать организмы, объединяя их по внешнему сходству, но совсем не обязательно по общности происхождения, т.е. они имеют прежде всего практическое значение для определения организмов. Если же стоит задача построить филогенетическую систему, организмы группируют на основании не внешнего сходства, а общности происхождения, и использования одних лишь морфологических признаков недостаточно. Это положение, справедливое

для всех групп организмов, особенно важно при классификации низших эукариотов, к которым относятся водоросли. Во-первых, потому, что низшие эукариоты имеют гораздо более бедную морфологию, чем высшие. Как писал Н.А. Гайдуков: "В одном цветке скрытосемянного растения нам известно больше признаков, чем во всем теле низшей водоросли..." Во-вторых, вследствие параллелизмов и конвергенции, вызванных прохождением неродственными водорослями одних и тех же этапов морфологической эволюции, одинаковые формы часто встречаются среди неродственных групп. Например, зеленые и желто-зеленые водоросли по биохимическим признакам (составу пигментов, запасных углеводов) и ультраструктуре (строению хлоропластов и жгутиков) относятся к разным эволюционным линиям и имеют ранги отделов. Однако поскольку по внешнему виду многие зеленые и желтозеленые водоросли поразительно схожи, а между типичными их окрасками имеется множество переходов, часто бывает труднее отнести объект к тому или иному отделу, чем определить его видовую принадлежность.

7.2. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ЛИНИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Как неоднократно подчеркивалось при рассмотрении химического состава и строения клеток водорослей, большинство их видов образуют три четко отграниченные эволюционные линии (табл. 4).

Таблица 4

Признаки эволюционных линий водорослей

Эволюционные группы	Хлорофиллы	Фикобилипротеины	Глюканы	Подвижные клетки	Тилакоиды	Оболочки хлоропластов
Сyanophyta, Rhodophyta	<i>a</i>	есть	α-	нет	одиночные	нет, 2
Chlorophyta	<i>a, b</i>	нет	α-	изоконтные с гладкими жгутиками	по 2—7, не огибающие хлоропласт	2
Heterocontophyta	<i>a, c</i>	нет	β-	гетероконтные	по 2—3, огибающие хлоропласт	4

Первая линия характеризуется одиночными тилакоидами в цитоплазме или в хлоропластах (родопластах), наличием хлорофилла *a* и фикобилипротеинов, организованных в фикобили-

сомы, α-глюканов в качестве запасных продуктов, отсутствием в жизненном цикле клеток со жгутиками. Эта линия включает 2 отдела водорослей — прокариотные Cyanophyta и эукариотные Rhodophyta. Последние, по-видимому, возникли вследствие включения в клетки амeboобразных предков эндосимбиотических синезеленых водорослей, превратившихся в хлоропласты.

Красные водоросли — тупиковая ветвь эволюции (если не принимать во внимание внешне привлекательной, но противоречащей многим фактам гипотезы происхождения от них сумчатых грибов).

Вторая линия характеризуется хлоропластами с ламеллами, состоящими из нескольких тилакоидов разной длины, собранных в пачки, наличием хлорофиллов *a* и *b*, α-глюканов в качестве запасных продуктов. Это — эукариотные зеленые водоросли. Возможными прокариотными предками были свободноживущие прохлорофитовые водоросли (род *Prochlorothrix*), которые также имеют хлорофиллы *a* и *b* и ламеллы из нескольких тилакоидов, и, возможно, были поглощены в качестве эндосимбионта предковой равножгутиковой бесцветной флагаеллятой. Однако более вероятным предком хлоропластов зеленых водорослей были цианобактерии, а хлорофилл *b* возникал неоднократно у разных водорослей.

Зеленые водоросли дали начало высшим растениям и лежат в основе эволюционного дерева сосудистых растений.

Третья линия имеет длинные ламеллы, окольцовывающие хлоропласт, собранные по 2—3, 4 оболочки хлоропластов, последняя из которых включена в эндоплазматическую сеть, хлорофиллы *a* и *c* и своеобразный набор каротиноидов, β-глюканы в качестве запасных веществ, гетероконтные подвижные клетки. Это — линия желто-буроокрашенных водорослей *хромофит*, включающих ряд отделов: Chrysophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta. Их прокариотный предок неизвестен. Наличие нескольких оболочек хлоропластов свидетельствует о неоднократно происходивших эндосимбиозах, в которых принимали участие не только про-, но и одноклеточные эукариоты.

Хромофитовые водоросли достигли вершины морфологической эволюции водорослей (в классе бурых водорослей) и дали начало нескольким бесхлорофильным ветвям псевдогрибов (Labyrinthulomycota, Oomycota), многие из которых вызывают массовые заболевания водорослей, водных и наземных растений.

Ряд отделов водорослей имеют **смешанные** признаки, не позволяющие со всей определенностью отнести их к той или иной группе (табл. 5).

Водоросли со смешанными признаками

Отделы	Хлорофиллы	Фикобилипротеины	Глюканы	Подвижные клетки	Хлоропласты	
					ламеллы	оболочки
Euglenophyta	<i>a, b</i>	нет	β -	гетероконтные	по 2—3, длинные, но не огибающие хлоропласт	3
Dinophyta	<i>a, c</i>	нет	α -	диноконтные	то же	3
Cryptophyta	<i>a, c</i>	есть	α -	гетероконтные с перистыми жгутиками (длинный с 2, короткий с 1 рядом мاستигонем)	по 2, реже больше, не огибающие хлоропласт	4
Haptophyta	<i>a, c</i>	нет	β -	изоконтные с гладкими жгутиками и гаптонемой	по 3, не огибающие хлоропласт	4

Это — эвгленовые, динофитовые, криптофитовые и гаптофитовые водоросли. Наличие 3—4 оболочек хлоропластов свидетельствует о том, что они возникли вследствие многократных эндосимбиозов между водорослями и простейшими из разных отделов, а это и привело, по-видимому, к возникновению смешанных признаков. Эвгленовые водоросли имеют хлорофиллы *a* и *b* (как Chlorophyta), но β -глюкан парамилон (как Chromophyta); криптомонады — крахмал и фикобиллины (как Rhodophyta), но хлорофилл *c* (как Chromophyta). Хлорофилл *c*, присущий этим водорослям (кроме эвгленовых), отличается от хлорофилла *a* отсутствием в молекуле многоатомного спирта фитола, т.е. мог многократно возникать в результате рецессивных мутаций. Своеобразное строение клеточных оболочек (пелликулы, перипласта, чешуек, тек, домиков), жгутиков и жгутиковых корней, более сходное с зоо-, нежели с фитофлагеллятами, наличие большого числа бесцветных форм, примитивные стадии морфологической эволюции (в основном — монадные формы), — все это свидетельствует о том, что виды, относящиеся к данным отделам, возникли вследствие эндосимбиотического поглощения зоофлагеллятами одноклеточных водорослей и последующих повторных эндосимбиозов. Причем родственные зоофлагелляты могли использовать в качестве первичного эндосимбионта одноклеточные водоросли из разных групп. Так обнаружена динофлагеллята из морфологического рода *Gymnodinium*, у которой

хлоропласты имеют не буроватый, а зеленый цвет и содержат хлорофиллы *a* и *b*. Каждый хлоропласт имеет две оболочки и пачку из трех тилакоидов. Несколько находящихся в клетке хлоропластов окружены двумя мембранами, в которые включены также рибосомы и нуклеоморфа. Вероятно, предком хлоропластов этой водоросли была одноклеточная зеленая водоросль.

ГЛАВА 8. СИНЕЗЕЛЕННЫЕ — КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

8.1. ОТДЕЛ CYANOPHYTA

Ботаники-альгологи обычно разделяют синезеленые водоросли на 3 морфологически хорошо различимых класса:

— Chroococcophyceae — одноклеточные или колониальные планктонные водоросли, размножающиеся делением клеток (см. рис. 14, 1).

— Chamaesiphonophyceae — одноклеточные эпифитные водоросли, размножающиеся эндо- или экзоспорами (почками).

— Hormogoniophyceae — нитчатые водоросли, размножающиеся обрывками нитей — *гормогониями*. Последние разделяют на несколько порядков, различающихся строением клеток и типом ветвления нитей.

Порядок Oscillatoriales — нити *гомоцитные* (состоят из одинаковых вегетативных клеток), неветвящиеся (см. рис. 14, 2).

Порядок Nostocales — нити неветвящиеся или с ложным ветвлением, *гетероцитные* (разноклетные). Кроме вегетативных клеток в нитях могут быть *гетероцисты* — не способные к делениям клетки с гомогенным содержимым, осуществляющие фиксацию молекулярного азота, и *акинеты* — более крупные покоящиеся клетки, богатые запасными веществами и способные к прорастанию в новый таллом (см. рис. 14, 3, 4). Гетероцисты уникальны для синезеленых водорослей. Они возникли для защиты связывающего атмосферный азот фермента *нитрогеназы*, который чувствителен к кислороду. Среди большого числа прокариотов, способных связывать молекулярный азот, только синезеленые водоросли имеют оксигенный (с образованием кислорода) тип фотосинтеза. Поэтому нитрогеназа у них локализована в специальных клетках — гетероцистах, лишенных пигментов и защищенных от кислорода окружающей среды толстыми оболочками.

Порядок Stigonematales — нити гетероцитные с настоящим ветвлением (см. рис. 14, 5).

В связи с прокариотным строением клеток синезеленых водорослей, микробиологи называют их *цианобактериями* и пытаются применить к их классификации методы, используемые в систематике бактерий (изучение микробиологически чистых культур, метаболизма, ультраструктуры клеток и др.). На основании изучения чистых культур большого числа штаммов цианобактерий они были сгруппированы в 5 секций (табл. 6).

Таблица 6

Признаки секций цианобактерий (Ripka et al., 1979)

Одноклеточные или колониальные, клетки в колониях соединены внешними слоями стенки	Размножение делением пополам или почкованием		Секция I
	Размножение множественным делением с образованием мелких дочерних клеток (<i>беоцитов</i>) или сочетанием множественного и бинарного деления		Секция II
Нитчатые; трихомы (одиночные или пучки нитей в слизистом чехле) растут интеркалярным делением клеток	Размножение случайными разрывами трихомов и (в секциях IV и V) прорастанием <i>акинет</i>	Трихомы всегда только из вегетативных клеток	Секция III
		В отсутствие органического азота трихомы содержат <i>гетероцисты</i> ; некоторые образуют <i>актинеты</i>	Деление только в одном плане Секция IV
			Деление больше, чем в одном плане Секция V

В первую секцию входят организмы, имеющие наиболее простые клетки сферической, цилиндрической или овальной формы, структурно сходные с клетками других бактерий. Секция разделяется на две подсекции по способу деления клеток:

1) размножаются бинарным делением (пополам). Организмы, относящиеся к ботаническому классу *Chroococcophyceae* или (по более новой системе) порядку *Chroococcales*;

2) размножаются почкованием (экзоспорами). Организмы, входящие в род *Chamaesiphon* из ботанического класса *Chamaesiphonophyceae*.

Виды, включенные в секцию II, имеют специфический способ размножения, неизвестный у других прокариот, — множественное деление. Вегетативные клетки покрыты дополнительным фиброзным (волокнистым) слоем, тесно прилегающим к наружному слою оболочки. Несколько следующих друг за другом делений клетки внутри фиброзного слоя заканчиваются форми-

рованием мелких сферических репродуктивных клеток — *беоцитов* (от греческого — мелких клеток), которые освобождаются через разрывы фиброзного слоя материнской клетки. Из одной родительской клетки может сформироваться от 4 до 1000 беоцитов. После их разрастания до размера родительской клетки они покрываются фиброзным слоем. У некоторых видов после увеличения размера беоцитов происходит бинарное деление и формируются агрегаты вегетативных клеток, объединяющиеся у некоторых видов в псевдопаренхиматозные скопления. И отдельные клетки, и их скопления обрастают различными субстратами (скалы, более крупные водоросли). По ботанической классификации они объединяются в порядок *Pleurocapsales*.

Представители секции III имеют нитчатые талломы (трихомы), состоящие только из вегетативных клеток (порядок *Oscillatoriales*). Они подразделяются на водоросли со спиральными (*Spirulina*) и прямыми трихомами; клетки последних могут быть без перетяжек (*Oscillatoria*, *Lyngbia*) или с перетяжками (*Pseudoanabaena*).

В секцию IV входят нитчатые формы с гетероцистами (порядок *Nostocales*). Они подразделяются на две подгруппы. В первую — входят формы, у которых *гормогонии* (обрывки талломов) не отличаются от вегетативных талломов (и те и другие подвижны и содержат гетероцисты). Важнейшие роды — *Anabaena*, *Nodularia*. У представителей второй группы гормогонии отличаются от взрослых талломов отсутствием гетероцист и подвижностью (*Nostoc*, *Scytonema*, *Calothrix*). Следовательно, главное отличие *Anabaena* от *Nostoc* заключается не в том, что в первом случае водоросли имеют одиночные трихомы, а во втором формируются слизистые колонии (в культуре на агаре колонии не формируются), а в том, что у *Anabaena* подвижны трихомы и гормогонии, а у *Nostoc* — только гормогонии.

Наконец, к секции V отнесены нитчатые формы с клетками, делящимися в нескольких направлениях, вследствие чего образуется настоящее ветвление таллома (порядок *Stigonematales*). Гормогонии у них формируются однорядными, неветвящимися. Деления начинаются затем в разных направлениях, таллом часто становится многослойным. У некоторых видов при этом клеточная непрерывность может нарушаться отложением фиброзного материала оболочки между прилегающими друг к другу клетками. При этом таллом принимает вид неупорядоченных групп клеток, погруженных в общий филаментозный чехол.

Итак, изучение микробиологически чистых культур синезеленых водорослей привело исследователей практически к тем же результатам, что и изучение их в природе.

Красные водоросли — одна из самых древних групп растений. Их представители (*Conchocelis*) найдены в силурийских отложениях 425 млн лет назад. Общепринято разделять красные водоросли на два класса — *Bangiophyceae* и *Florideophyceae*.

Бангиофициевые водоросли более примитивны, чем флоридеофициевые. Для них характерны одноклеточные (коккоидные), колониальные, нитчатые и паренхиматозные талломы; большинство видов не имеют полового размножения, и лишь у высших представителей (*Bangia*, *Porphyra*) происходит оогамный половой процесс. Клетки одноклеточных бангиевых (*Cyanidium*, *Porphyridium*) очень близки по строению к клеткам синезеленых водорослей, что свидетельствует об их генетической связи. Между бангиофициевыми и флоридеофициевыми водорослями наблюдаются настолько сильные различия в цитологии, морфологии и биохимии (табл. 7), что некоторые альгологи считали их независимыми эволюционными линиями.

Таблица 7

Основные различия между классами *Bangiophyceae* и *Florideophyceae*

Показатели	<i>Bangiophyceae</i>	<i>Florideophyceae</i>
Строение таллома	одноклеточный, нитчатый, паренхимный	нитчатый, псевдопаренхимный
Тип роста	диффузный, интеркалярный, реже апикальный	апикальный
Хлоропласты	один звездчатый	много дисковидных
Пиреноид	есть	нет
Центральная вакуоль	нет	есть
Карпогон	без трихогины	с трихогиной
Поры с пробками	нет	есть
Углеводы клеточной стенки	маннан, ксилан	целлюлоза
Ядра в клетке	одно	одно или много

У высших бангиевых водорослей (*Bangia*, *Porphyra*), талломы которых представляют собой гаплоидные гаметофиты, имеется микроскопическая диплоидная стадия *Conchocelis* (см. с. 54). Экспериментальное изучение конхоцелисов показало у них наличие апикального роста, центральной вакуоли, пор с пробками в поперечных перегородках нитей, целлюлозы в клеточных оболочках, т.е. признаков, характерных не для гаметофитных стадий бангиофициевых водорослей, а для флоридеофициевых. Есть

две гипотезы, объясняющие столь своеобразные связи между двумя классами красных водорослей:

1. Глубокие цитоморфологические различия спорофита и гаметофита бангиевых водорослей обусловлены различиями в ploидности их ядер (в дальнейшем будут продемонстрированы не менее глубокие морфофизиологические различия у гаплоидных и диплоидных стадий некоторых грибов). Флоридеофициевые произошли от диплоидной стадии бангиофициевых водорослей (стадии *Conchocelis*), признаки которых закрепились и у гаметофитных стадий флоридей.

2. *Conchocelis* — примитивная флоридея, включенная в жизненный цикл высших бангиевых водорослей. Более 15% родов багрянок — облигатные паразиты других красных водорослей. Это мелкие, морфологически редуцированные, бесцветные организмы. При контакте с клеткой хозяина у них отчленяется маленькая конъюнкционная клетка с ядром, которая сливается с хозяйской и передает ей ядро, митохондрии, протопластыды и другие включения. Связь конъюнкционной клетки с талломом паразита осуществляется через гликопротеиновые пробки. Сосуществование в одном талломе ядер разных видов багрянок могло стать основой для разделения жизненного цикла на две стадии с химическими, кариологическими и морфологическими различиями.

Развитие бангиофициевых водорослей можно рассмотреть на примере *Porphyra* (см. рис. 29, 2). Она представляет собой крупную красную пластинку, прикрепленную к субстрату, часто встречается в зоне литорали. Макроскопический таллом порфиры развивается в холодное время — зимой. На нем формируются три типа спор: гаплоидные *моноспоры*, дающие начало новому гаплоидному таллому; гаплоидные *спермации (бета-споры)*, образующиеся в количестве 16 и более в клетке (спермогонии); диплоидные карпоспоры (*альфа-споры*), возникающие после оплодотворения карпогона сперматием и дающие зимой макроталломы (вследствие мейоза ядер перед прорастанием), а летом прорастающие без мейоза в микроскопические талломы диплоидной стадии *Conchocelis*. На них формируются диплоидные *конхоспоры*, перед прорастанием которых ядра редуционно делятся и вырастают гаплоидные макроталломы.

Водоросли, относящиеся к классу флоридеофициевых, гораздо более разнообразны по числу видов, строению таллома (рис. 31) и образу жизни. Спорический мейоз приводит у них к формированию в спорангии тетрады гаплоидных спор (*тетраспор*), поэтому спорофит обычно называют *тетраспорофитом*. На основании морфологии трех стадий — гаплоидного гамето-

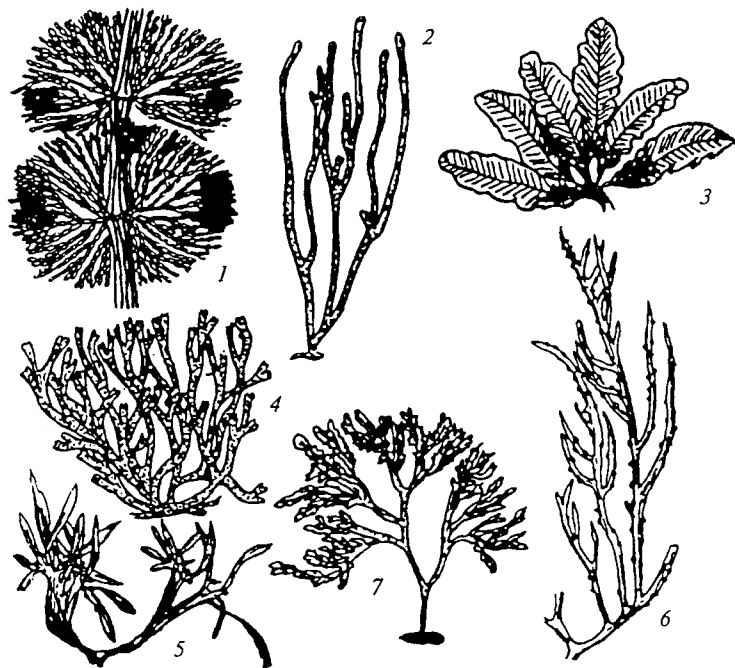


Рис. 31. Талломы Florideophyceae:

1 — *Batrachospermum* (с цистокарпиями); 2 — *Nemalion*; 3 — *Delesseria*; 4 — *Anfeltia*; 5 — *Phyllophora*; 6 — *Gracillaria*; 7 — *Gigartina* (Комирная, 1973)

фита, диплоидного карпоспорофита и диплоидного тетраспорофита — описано 5 жизненных циклов этих водорослей (рис. 32):

1-й mun Polysiphonia. Гаметофит и спорофит морфологически неразличимы (изоморфная смена генераций); карпоспорофит развивается на гаметофите.

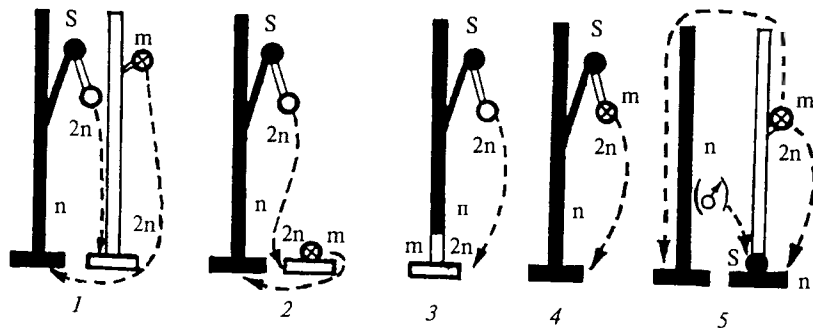


Рис. 32. Схематическое изображение жизненных циклов красных водорослей (Dixon, 1982). $2n$ — диплоидный таллом; n — гаплоидный таллом; S — сингамия; m — мейоз (объяснение в тексте)

2-й mun Nemalion. Тетраспорофит имеет тип нитей, гаметофит — псевдопаренхимных слоевищ (гетероморфная смена генераций); карпоспорофит развивается на гаметофите.

3-й mun Batrachospermum. Тетраспорофит отсутствует; на гаметофите развивается диплоидный карпоспорофит. Диплоидные карпоспоры прорастают в небольшие диплоидные нити — *протонему*, которая (подобно стадии *Conchocelis*) имеет собственное название *Chantransia*. Мейоз протекает не в спорангиях, в которых формируются диплоидные *моноспоры*, а в отдельных вегетативных клетках (соматический мейоз), из которых на протонеме вырастает гаплоидный гаметофит. Этот тип характерен для немногих пресноводных багрянок.

4-й mun Liagora. Тетраспорофит отсутствует; карпоспорофит развивается на гаметофите. При формировании карпоспор происходит мейоз, споры прорастают в гаплоидный гаметофит.

5-й mun Palmaria. Карпоспорофит отсутствует. Тетраспоры формируют в одинаковом числе мужские и женские гаметофиты, которые различаются по времени созревания и морфологии. Женский гаметофит микроскопический и созревает через несколько дней после прорастания тетраспоры; мужской — крупный, образующий спермации примерно через год после прорастания споры. Следовательно, оплодотворение карпогона данной генерации осуществляется спермациями предыдущей генерации, что приводит к увеличению частоты перекрестного оплодотворения, скрещивания разных по происхождению таллозов. Из оплодотворенных таллозов вырастают непосредственно тетраспорофиты, в спорангиях которых происходит мейоз и формируются гаплоидные мужские и женские тетраспоры.

Система Florideophyceae основана на способах формирования карпоспор (см. с. 31). Наиболее примитивными считаются водоросли, у которых ауксиллярные клетки отсутствуют и гонимобласт, распадающийся на карпоспоры, формируется непосредственно из оплодотворенного карпогона (рис. 31, 1). Морские водоросли, имеющие подобный способ формирования карпоспор, объединяют в порядок Nemalinales, а пресноводные — в порядок Bathrachospermales.

У водорослей из порядка Gigartinales имеются ауксиллярные клетки, которые формируются независимо от оплодотворения карпогона и часто вдали от него. Для слияния с ауксиллярными клетками из оплодотворенного карпогона вырастают соединительные (ообластемные) нити. Карпоспорофиты образуются, следовательно, вдали от карпогона (см. рис. 27, 1). К этому порядку относятся промысловая красная водоросль *Phyllophora*, образующая заросли в Черном море.

У водорослей из порядка Rhodymeniales ауксиллярные клетки формируются также до оплодотворения карпогона, но всегда вблизи от него, поэтому карпогонная и ауксиллярная ветви представляют собой единое образование — *прокарпий*. Представители этого порядка — водоросли из рода *Rhodymenia* с пластинчатым псевдопаренхимным талломом часто встречаются в дальневосточных морях в зоне литорали.

Наиболее эволюционно продвинутые флоридеи включены в порядок Ceramiales. У них ауксиллярная клетка также формируется рядом с карпогоном, но возникает она лишь после оплодотворения. Все церамиевые водоросли образуют прокарпий, в котором после созревания образуются карпоспоры (см. рис. 27, 2). Порядок включает большое число (около 1500) видов. Типичные представители — *Polysiphonia*, имеющая своеобразное осевое строение таллома в виде вставленных друг в друга трубок, глубоководная *Delesseria* с красивым пластинчатым талломом (рис. 31, 3) и др.

Таким образом, эволюция флоридеофициевых проходила по линии наибольшей “экономии” в формировании диплоидного карпоспорофита. Сначала он образуется вследствие непосредственного разрастания и дробления оплодотворенного карпогона, затем возникают богатые запасными питательными веществами ауксиллярные клетки, однако вследствие рассеянного их расположения необходимо тратить энергию на транспорт к ним диплоидных ядер зиготы. В дальнейшем происходит отбор форм, у которых ауксиллярные клетки сближены с карпогоном, причем, хотя они и формируются до оплодотворения, именно оплодотворение стимулирует их разрастание (порядок Rhodymeniales). Наконец, в порядке Ceramiales оплодотворение вызывает само формирование ауксиллярной клетки вблизи от карпогона, т.е. энергия не расходуется бесполезно не только на дорастание к ауксиллярным клеткам, но и на само их формирование, если оплодотворение карпогона не происходит.

ГЛАВА 9. ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

К зеленым водорослям относят организмы, имеющие следующие общие черты:

1) подвижные клетки *изоконтны*, т.е. имеют два или больше одинаковых гладких жгутика (у некоторых видов жгутики покрыты тонкими чешуйками);

2) хлоропласт покрыт двумя оболочками;

3) тилакоиды (уплотненные фотосинтезирующие пузырьки, покрытые мембраной) объединены в *ламеллы* (группы из 2—6 вы-

тянутых тилакоидов, соединенных большей частью своей поверхностью) или *граны* (дискретные столбики из коротких тилакоидов);

4) клетки зеленого цвета вследствие наличия в хлоропластах хлорофиллов *a* и *b*;

5) основной запасной углевод — крахмал, откладывающийся в клетках в виде зерен.

В настоящее время описано по разным данным от 8 до 20 тыс. видов зеленых водорослей, объединяемых в 500 родов. Они широко распространены в пресных водоемах, где одноклеточные планктонные формы часто вызывают цветение воды, а нитчатки образуют массы тины, а также в морях и океанах, где крупные зеленые водоросли (макрофиты) в сообществе с красными и бурыми образуют заросли в зоне сублиторали.

Зеленые водоросли играют важную (а в некоторых водоемах — решающую) роль как первичное (автотрофное) звено в пищевой цепи. Некоторые виды зеленых водорослей культивируют для получения пищевых продуктов (зеленый морской салат) и на корм скоту. Наконец, в отличие от других групп водорослей, представляющих собой эволюционные тупики, зеленые дали начало многообразию вышедших на сушу зеленых растений и поэтому в филогенетических системах должны рассматриваться вместе с ними.

9.1. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Среди зеленых водорослей традиционно выделяют три группы, которым разные систематики присваивают ранг классов, подотделов или отделов: **равножгутиковые**, **сцеплянки** и **харовые**. Первые характеризуются присутствием в жизненном цикле подвижной стадии, имеющей 2—4 (редко больше) одинаковых гладких жгутиков; вторые — отсутствием подвижных стадий и особым половым процессом — конъюгацией; третьи — своеобразным строением таллома (чередованием узлов и междоузлий), верхушечным ростом, многоклеточными половыми органами.

Равножгутиковые водоросли на основе морфологических различий делят на порядки (по другим системам — подклассы или классы):

— *Вольвоксовые* (Volvocales) — одноклеточные и колониальные водоросли, подвижные в вегетативном состоянии (монадные талломы);

— *Хлорококковые* (Chlorococcales) — одноклеточные и колониальные, неподвижные в вегетативном состоянии (коккоидные талломы);

✓ — *Улотриксовые* (Ulotricales) — простые нитчатые водоросли с изогамным половым процессом;

— *Эдогониевые* (Oedogoniales) — простые нитчатые водоросли со своеобразным делением клеток (образованием колпачков), стефанококковыми (многожгутиковыми) зооспорами и гаметами, оогамным половым процессом;

— *Хетофоровые* (Chaetophoreales) — нитчатые водоросли с гетеротрихальным (разноритчатым) талломом;

— *Ульвовые* (Ulvales) — водоросли с пластинчатыми талломами;

— *Сифонокладальные* (Siphonocladiales) — водоросли с нерегулярными перегородками в талломе и многоядерными камерами (клетками);

— *Бриопсидные* (Bryopsidales) — водоросли с сифональными талломами без перегородок.

Как видно, указанные порядки отражают этапы морфологической эволюции (см. рис. 25). Исходным морфологическим типом, по-видимому, был монадный, из которого в определенных условиях возникал геммонадный (пальмеллоидный) тип организации. У водорослей из семейства Chlamydomonadaceae монадная и пальмеллоидная стадии взаимно обратимы и переход из одной в другую регулируется внешними условиями, а у водорослей из семейства Tetrasporaceae пальмеллоидное состояние необратимо. Из пальмеллоидного типа возник коккоидный (неподвижные клетки без стигм и пульсирующих вакуолей), который можно рассматривать как центральный в дальнейшей морфологической эволюции. Деление клеток коккоидного типа в разных плоскостях привело к образованию объемных скоплений — сарциновидных талломов. Деление клеток в одном направлении дало начало линиям с нитчатыми и гетеротрихальными талломами, а деление в двух направлениях, но в одной плоскости — к возникновению пластинчатых талломов. Если деление ядер не было сопряжено с образованием перегородок, возникали сифонокладальные и сифональные талломы.

Казалось бы, приведенная выше классификация равножгутовых водорослей хорошо отражает этапы морфологической эволюции и поэтому является естественной системой. Но как только начались систематические исследования ультраструктуры клеток зеленых водорослей, так эта четкая система начала разваливаться. Например, водоросли из рода *Klebsormidium*, представляющие собой не прикрепленные к субстрату не разветвленные нити, всегда относили к семейству Ulothricaceae (см. приведенное выше описание). Однако по типу митоза и способу деления клеток (цитокинезу) они оказались ближе к сцеплянкам, харовым и даже архегонияльным растениям, чем к другим

улотриксовым. Несоответствие классификации, основанной исключительно на морфологической эволюции, естественным системам объясняется тем, что через одни и те же этапы морфологической эволюции проходили неродственные организмы.

Вместо трех классов современные систематики выделяют две эволюционные линии (Chlorophyta и Charophyta) в ранге отделов; каждая линия включает несколько классов.

9.2. ХАРАКТЕРИСТИКА ЭВОЛЮЦИОННЫХ ЛИНИЙ

Некоторые различия между двумя эволюционными линиями зеленых водорослей приведены в табл. 8.

Таблица 8

Особенности ультраструктуры и обмена веществ
эволюционных линий зеленых водорослей

Признаки	Chlorophyta	Charophyta
Механизмы деления		
Митоз	закрытый	открытый
Веретено	исчезает до телофазы	сохраняется
Цитокинез	с фикопластом	с фрагмопластом
Зооспоры:		
Число жгутиков	2—4-много	2
Расположение жгутиков	верхушечное	боковое
Чешуйки на жгутиках	отсутствуют	имеются
Жгутиковые корни	несколько нитей	широкая лента
Метаболизм		
Образование шавелевой кислоты	с помощью дегидрогеназы	гликолатоксидазы
Пероксисомы	отсутствуют	имеются

Рассмотрим эти признаки подробнее.

Митоз и цитокинез. В линии Chlorophyta ядерная оболочка при митозе сохраняется (закрытый митоз). После расхождения дочерних хромосом к полюсам веретено исчезает, а ядерная оболочка разрывается посередине и замыкается, образуя два новых ядра. В это время между дочерними ядрами в поперечном направлении образуется пучок микротрубочек, соединяющий противоположные участки плазмалеммы, которые находятся между дочерними ядрами. Вдоль этого пучка происходит втягивание плазмалеммы внутрь клетки или образование пластинки из

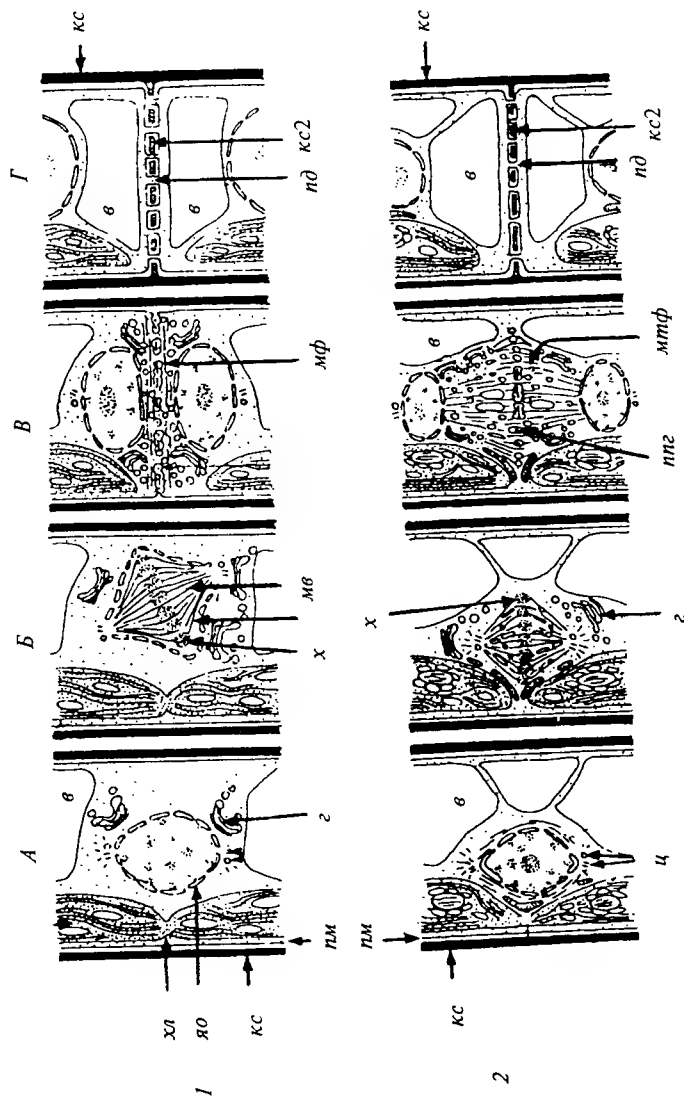


Рис. 33. Клеточные деления хлорофитовых и харофитовых водорослей (van den Hoek et al., 1995):

1 — с фикопластом — у Chlorophyceae; 2 — с фрагмопластом — у Charophyceae (А — ранняя профаза; Б — метафаза; В — поздняя телофаза; Г — ранняя интерфаза; в — вакуоль; г — комплекс Гольджи; кс — клеточная стенка; кс2 — новая закладывающаяся клеточная стенка; мв — микротрубочки веретена; мф — микротрубочки фрагмопласта; мф — микротрубочки фикопласта; пд — плазматическая мембрана; х — хромосомы; пг — пластинка из пузырьков, доставленных из комплекса Гольджи; лм — ядерная оболочка; яо — центриоли; ц — фикопласт; ио — центриоли; я — ядерная оболочка)

сливающихся друг с другом пузырьков. После слияния впячиваний или пузырьков образуются две дочерние клетки. Такой цитокинез называют делением с фикопластом (рис. 33, 1). У Charophyta, как и у высших растений, в начале митоза ядерная оболочка исчезает (открытый митоз), веретено в стадии телофазы сохраняется, и образование клеточной оболочки происходит не впячиванием материнской вдоль пучка микротрубочек, а в результате формирования пластинки поперек него (нитей веретена). Такой цитокинез, присущий и высшим растениям, называют делением с фрагмопластом (рис. 33, 2).

Жгутики зеленых водорослей имеют много деталей ультраструктуры, которым, вследствие их консервативности, придают большое значение при установлении родственных связей между разными таксонами. Жгутики водорослей из группы хлорофит гладкие, в то время как жгутики хромофит, а также мужских гамет архегонийных растений покрыты тонкими чешуйками. Внутри клетки жгутики заканчиваются базальными телами, которые связаны поперечно-полосатой перемычкой. К базальному телу прикреплены уходящие в глубь клетки жгутиковые корни, представляющие собой пучки из 2—4 микротрубочек (у водорослей из группы Chlorophyta) (рис. 34, 1) или широкая лента из микротрубочек (у водорослей из группы Charophyta) (рис. 34, 2).

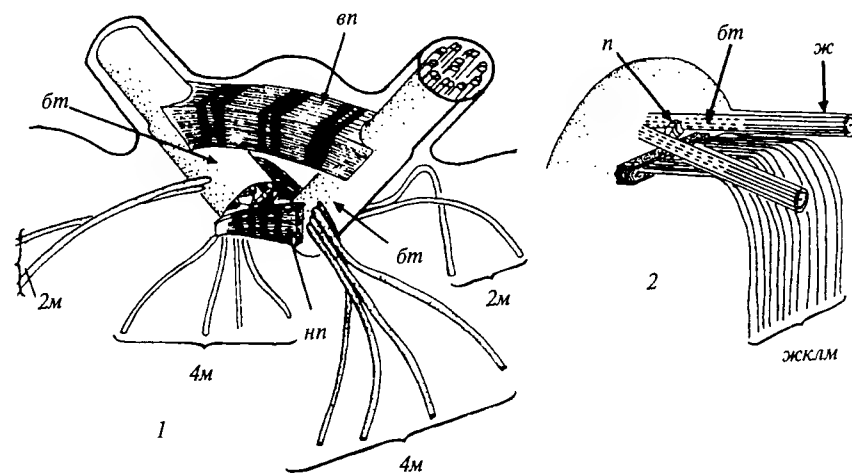
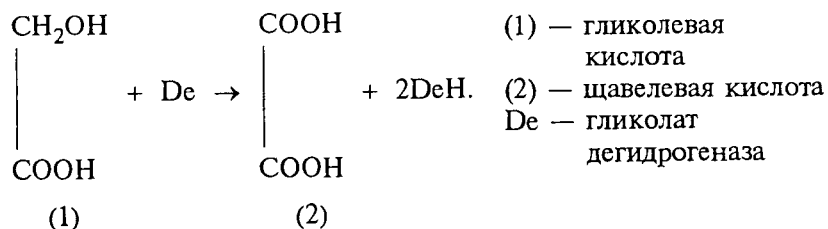


Рис. 34. Строение жгутиковых корней (van den Hoek et al., 1995):

1 — у Chlorophyceae; 2 — у Charophyceae (бт — базальное тело; вп — верхняя перемычка; ж — жгутик; жклм — жгутиковый корень в виде ленты микротрубочек; ни — нижняя перемычка; п — перемычка; 2м — жгутиковый корень из 2 микротрубочек; 4м — жгутиковый корень из 4 микротрубочек)

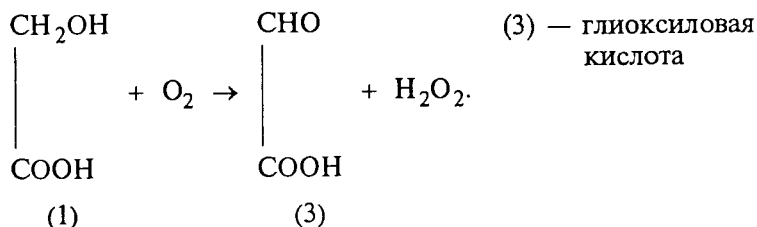
Метаболизм. Конечный продукт окисления углеводов у растений — щавелевая кислота. Биологическое окисление может проходить двояко.

1. Отщеплением водорода с помощью ферментов дегидрогеназ:

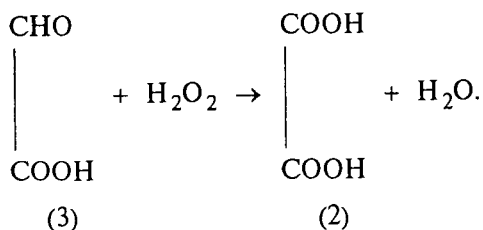


Этот путь присущ отделу Chlorophyta.

2. Присоединением кислорода с помощью ферментов оксидаз:



В этой реакции образуется перекись водорода — активный окислитель, способный вызвать повреждение в клетке. С помощью другого фермента — пероксидазы атом кислорода перекиси водорода используется для дальнейшего окисления глиоксильной кислоты, в результате чего нейтрализуется вредный продукт реакции, а в клетке образуется щавелевая кислота и вода:



Такой путь окисления характерен для харофитовых водорослей и всех высших растений, в обмене веществ которых, следовательно, участвует пероксидаза. Она локализована в особых мембранных пузырьках пероксисомах. С помощью специальных

красителей пероксисомы можно увидеть на электронномикроскопических снимках.

9.3. ЛИНИЯ ХЛОРОФИТОВЫХ

Хлорофитовым водорослям сейчас единодушно присваивают ранг отдела в надотделе зеленых растений.

Отдел Chlorophyta в современных системах (Steward, Mattox, 1978; Mattox, Steward, 1984; van den Hoek et al., 1988) включает два класса: Chlorophyceae и Ulvophyceae (в последних классификациях выделяют значительно больше классов, см. van den Hoek et al., 1995). Представители этих классов имеют цитологические, морфологические, онтогенетические и экологические различия.

Главное цитологическое отличие — строение жгутикового аппарата. У представителей обоих классов базальные тела жгутиконосцев состоят из 2 и 2 — из 3—4 микротрубочек. Жгутиковые корни крестообразно отходят по два от каждого базального тела. При рассмотрении ультратонких препаратов подвижных клеток с переднего конца можно увидеть, что у водорослей из класса Chlorophyceae базальные тела расположены не в одной плоскости, а сдвинуты относительно друг друга, но не перекрываются. Их зеркальное совмещение возможно при вращении по часовой стрелке на 180°, причем вследствие сдвига базальных тел относительно друг друга такое совмещение происходит в точках, соответ-

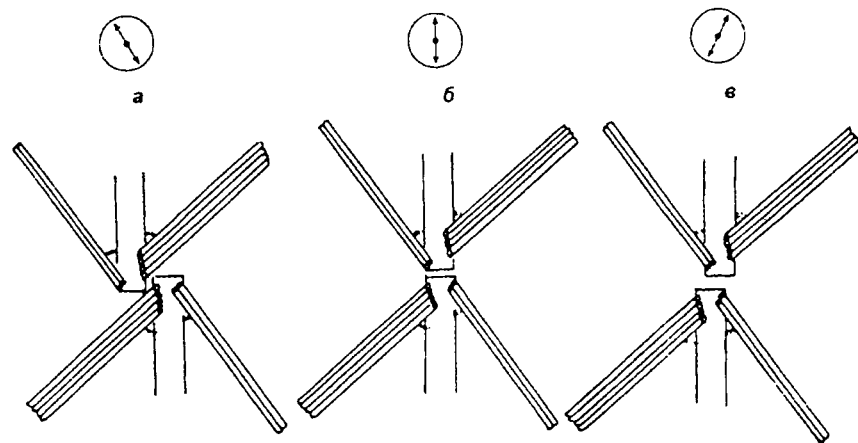


Рис. 35. Расположение жгутиковых корней у Prasinophyceae (б), Ulvophyceae (а) и Chlorophyceae (в)

вующих цифрам 1 — 7 ч на часовом циферблате. У подвижных клеток водорослей из класса Ulvophyceae базальные тела сдвинуты относительно друг друга против часовой стрелки и перекрываются. Точки их совмещения при вращении составляют 11 — 5 ч (рис. 35).

В морфологическом отношении в классе Chlorophyceae преобладают микроскопические водоросли, имеющие просто устроенные монадные, коккоидные, нитчатые, гетеротрихальные талломы (порядки Вольвоксовые, Хлорококковые, Хетофоровые, Эдогониевые и др.).

Исходным в порядке Volvocales являются одноклеточные монадные формы типа *Chlamydomonas*. Колониальные формы возникли вследствие нерасхождения дочерних клеток. Их эволюция обусловлена увеличением числа клеток в колонии и совершенствованием способов размножения (табл. 9).

Исходными в порядке Chlorococcales рассматривают одноклеточные водоросли типа *Chlorococcum*. В дальнейшем наблюдаются следующие эволюционные тенденции:

1) ассоциация клеток в колонии (как ценобиальные, так и неценобиальные); 2) формирование колоний с крупными многоядерными клетками (*Hydrodictyon* и др.); 3) потеря жгутиковых стадий и полового процесса (*Chlorella*, *Scenedesmus*); 4) модификация формы клеток вследствие адаптаций к планктонному образу жизни.

Таблица 9

Характеристика колониальных вольвоксовых водорослей

Роды	Число клеток в колонии	Форма колонии	Полярность колонии	Специальные репродуктивные клетки	Половой процесс
<i>Gonium</i>	4—32	плоская	нет	нет	изогамия
<i>Pandorina</i>	4—32	шаровидная	есть	то же	тот же
<i>Eudorina</i>	16—64	та же	то же	“	анизогамия
<i>Pleodorina</i>	32—128	“	”	есть	анизо- или оогамия
<i>Volvox</i>	500—50000	“	”	то же	оогамия

Возникновение нитей было обусловлено, по-видимому, сохранением спор внутри материнских клеток или нерасхождением вегетативных клеток при делениях. У примитивной нитчатой водоросли *Microspora* (рис. 5) каждая клетка таллома соединяется с соседней в результате перекрывания Н-образных обрывков оболочки. При делении клетки расходятся вследствие воз-

никновения новых Н-образных отростков оболочки. В дальнейшем эволюция нитчатого таллома шла двумя путями:

1) возникновением разветвленных нитей и гетеротрихального таллома при сохранении изогамного размножения (пор. Chaetophorales); 2) совершенствованием способов деления клеток (с помощью колпачков) и способов полового и бесполого размножения (стефанококтовые клетки, оогамия) при сохранении простой морфологии (пор. Oedogoniales).

Многие виды из класса Ulvophyceae (порядки Сифонокладальные, Ульвовые, Бриопсидные, Дазикладальные и др.) имеют сложно устроенные макроскопические талломы (см. рис. 24; 29, 4).

Исходным в классе является порядок Codiolales, представители которого имеют коккоидные, сарциноидные (клетки сгруппированы в пачки) и нитчатые талломы.

Водоросли из порядка Ulvales имеют талломы в виде одностойной пластинки, образованной вследствие деления клеток в двух направлениях (род *Monostroma*), трубки — вследствие заворачивания пластинки в рулон (*Enteromorpha*) или мешки образованного двумя слоями пластинки (*Ulva*).

Порядок Siphonocladiales объединяет водоросли, таллом которых разделен на многоклеточные камеры; их возникновение, вероятно, обусловлено отсутствием сопряженности между митозом и цитокинезом.

Наконец, порядки Bryopsidales и Dasycladiales объединяют водоросли, имеющие неклеточный таллом, что не мешает им достигать крупных размеров.

Жизненные циклы. В классе Chlorophyceae преобладают гаплоидные организмы с покоящейся диплоидной зиготой и зиготическим мейозом. В классе Ulvophyceae доминируют виды, у которых в жизненном цикле происходит смена гаплоидной и диплоидной генераций, часто морфологически различающихся (изо- и гетероморфная смена генераций). В частности порядки сифоновых водорослей Bryopsidales и Dasycladiales различаются жизненными циклами представителей. У бриопсидных водорослей наблюдается гетероморфная смена генераций, описанная на с. 56. Дазикладиевые имеют своеобразный жизненный цикл: эти водоросли — гаплонты с задержанным мейозом. При прорастании их диплоидной зиготы формируется растение в виде стебелька, имеющего наверху одну или несколько мутовчато расположенных веточек и прикрепленного к субстрату ризоидом (см. рис. 24, 2). При этом диплоидное ядро долгое время не делится, находится в основании стебелька и управляет морфогенезом с помощью долгоживущих молекул информационной

РНК. Затем происходит мейоз и вслед за ним несколько митотических делений. Образующиеся гаплоидные ядра мигрируют в мутовки, где формируются цисты, в которых после отделения от материнского растения образуются изогаметы.

Экология. Среди Chlorophyceae преобладают пресноводные виды, среди Ulvophyceae — морские организмы; у многих видов прорастание спор и морфогенез стимулируются метаболитами морских бурых и красных водорослей.

9.4. ЛИНИЯ ХАРОФИТОВЫХ

В эволюционной линии харофит (отдел Charophyta) выделяют один класс Charophyceae с несколькими порядками, характеристика которых представлена в табл. 10.

Таблица 10

Характеристика порядков класса Charophyceae

Порядки	Таллом	Плазмодесмы	Бесполое размножение	Половое размножение
Klebsormidiales	сарциноидный, нитчатый	нет	нет	изогамия
Zygnematales	одноклеточный, нитчатый	“	”	конъюгация
Trentepohliales	гетеротрихальный	“	зооспоры	изогамия
Coleochaetales	паренхиматозный	есть	“	оогамия
Charales	с верхушечным ростом	“	нет	”

Порядок Klebsormidiales имеет черты примитивной организации (талломы в виде неразветвленных нитей или сарциновидные) и, по-видимому, является анцестральным для всей группы харофит.

Зигнемовые водоросли (класс сцеплянки в традиционной системе) не имеют подвижных стадий, поэтому такой важный признак, как строение двигательного аппарата, не может быть использован в установлении их филогенетических связей с другими водорослями. Поскольку клетки зигнемовых делятся с фрагмопластом, их относят к эволюционной линии харофит, однако значительные отличия от других водорослей по морфологическим признакам и способам размножения дают основание некоторым альгологам присваивать им статус самостоятельного класса Zygnematomphyceae.

Наземная водоросль *Trentepohlia*, покрывающая красным летом стволы деревьев, имеет подвижные клетки с верхушечным расположением жгутиков и базальные тела, перекрывающиеся в точках, соответствующих положениям 11 и 5 ч на циферблате, изоморфную смену генераций (признаки, характерные для класса Ulvophyceae), но жгутиковые корни представляют собой две широкие ленты, а не пучки из 2—4 микротрубочек, и цитокинез протекает по типу фрагмопласта (как у харофитовых водорослей). Поэтому Trentepohliaacea во многих системах выделяют в самостоятельный класс с неопределенным положением среди других зеленых водорослей.

Водоросли из порядка Coleochaetales имеют своеобразный оогамный половой процесс: после оплодотворения яйцеклетки подвижной мужской гаметой образующаяся зигота сохраняет хлоропласты и обрастает кроющими вегетативными клетками. Их выросты (протуберанцы) проходят через оболочку зиготы, что дает возможность осуществлять плацентарный транспорт питательных веществ. Эти особенности, а также паренхиматозное строение таллома дают основание рассматривать водоросли, близкие к *Coleochaeta*, предшественниками наземных растений.

У харовых водорослей, имеющих наиболее сложный таллом с верхушечным ростом, вегетативные клетки защищают и яйцеклетку, которая погружена в многоклеточный оогоний.

Таким образом, три основных класса зеленых водорослей (Хлорофитовые, Ульвофитовые и Харофитовые) включают порядки, имеющие сходную примитивную морфологию (коккоидные, сарциновидные, нитчатые неразветвленные талломы) и лежащие в основании стволов: порядки Chlorococcales, Codiolales, Klebsormidiales (табл. 11). Дальнейшая эволюция в этих классах протекала по-разному. Линия хлорофитовых водорослей дала широкий веер морфологически разнообразных видов в пресных водах (класс Chlorophyceae) и в морях (класс Ulvophyceae). Линия

Таблица 11

Этапы морфологической эволюции в разных классах зеленых водорослей

Организация таллома	Chlorophyceae	Ulvophyceae	Charophyceae
Коккоидный	пор. Chlorococcales <i>Chlorococcum</i>	пор. Codiolales <i>Chlorocystis</i>	пор. Klebsormidiales <i>Raphidomema</i>
Сарциноидный	пор. Chlorococcales <i>Chlorosarcinopsis</i>	пор. Pleurastrales <i>Freidmannia</i>	пор. Klebsormidiales <i>Chlorokybis</i>
Нитчатый	пор. Chaetophorales <i>Uronema</i>	пор. Codiolales <i>Ulothrix</i>	пор. Klebsormidiales <i>Klebsormidium</i>

харофитовых водорослей дала начало высшим наземным растениям, передав им такие признаки, как строение и прикрепление жгутиков, способ деления ядер и клеток и др.

9.5. КЛАСС PRASINOPHYCEAE

Описанные выше признаки двух эволюционных групп зеленых водорослей свидетельствуют об их параллельной эволюции, невозможности выводить одну группу из другой. Вероятно, общие предки хлорофитовых и харофитовых находятся среди одноклеточных зеленых флагаеллат, объединяемых в класс Prasinophyceae (в прежних системах — семейство Polyblepharidaceae в порядке Volvocales). Их клетки и жгутики покрыты чешуйками; цитокinesis у многих видов с фрагмопластом, что указывает на их сходство с эволюционной линией харофит. Высказано предположение о происхождении харофит от одноклеточных прасинофитовых водорослей типа *Pyramimonas* или *Nephroselmis*, имеющих боковое расположение жгутиков и жгутиковые корни в виде ленты (рис. 36). Некоторые прасинофитовые (*Platimonas*, *Tetraselmis*) имеют клетки, покрытые теками, сходными с оболочками хламидомонады, цитокinesis с фикопластом. По-видимому, от них произошли водоросли линии хлорофитовых. Базальные тела жгутиков у этих водорослей находятся в одной плоскости (конфигурация 12 — 6 ч на циферблате) (см.

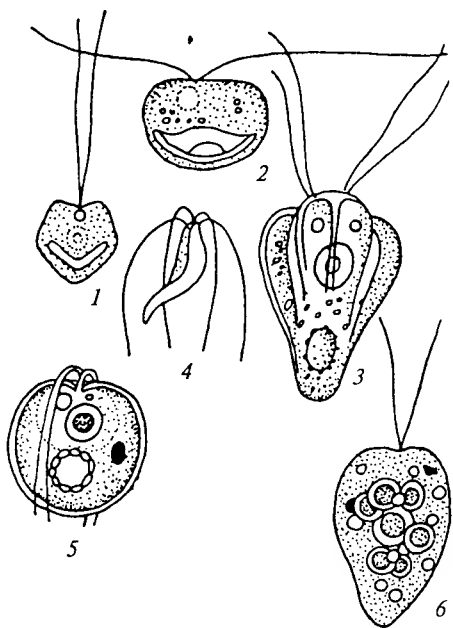


Рис. 36. Prasinophyceae:

1 — *Scourfieldia*; 2 — *Nephroselmis*; 3 — *Pyramimonas*; 4 — *Spermatozopsis*; 5 — *Tetraselmis*; 6 — *Phyllariochloris*

рис. 35). Следовательно, зеленые водоросли из линии хлорофит, имея общего предка, рано разошлись, дав начало классам Chlorophyceae (конфигурация базальных тел жгутиков 1 — 7 ч) и Ulvophyceae (конфигурация 11 — 5 ч).

9.6. ЭВОЛЮЦИОННОЕ ДЕРЕВО НИЗШИХ И ВЫСШИХ ЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ (VIRIDOPLOANTA)

До сих пор мы рассматривали фенотипические признаки (цитологию, морфологию, обмен веществ, способы размножения, жизненные циклы).

После того как научились выделять препараты нуклеиновых кислот и проводить их сравнение у разных видов, появилась возможность изучать филогению на уровне не фенотипа, а генома и строить эволюционные деревья. Хлорофитовые и харофитовые водоросли на подобных деревьях оказались разделенными, а высшие растения образуют одну группу с харофитовыми водорослями (рис. 37).

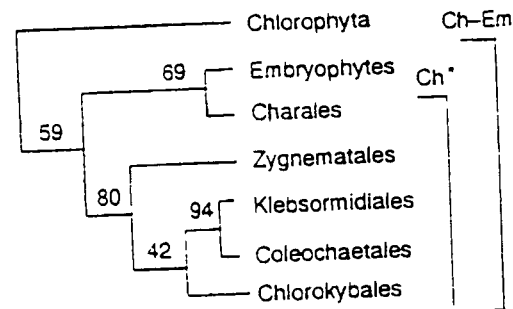


Рис. 37. Эволюционное дерево зеленых водорослей и высших растений, построенное по данным анализа рибосомальных генов. Ch — Em — харофитовые + эмбриофитовые; Ch* — зеленые водоросли; цифры указывают на вероятность общности происхождения таксонов

Наконец, сравнение представителей разных групп водорослей и высших растений по большому числу разнообразных признаков (от молекулярных до морфологических) дало основание для построения эволюционного дерева низших и высших зеленых растений (рис. 38), совпадающего с описанными выше представлениями об эволюционных связях между этими группами.

ГЛАВА 10. ХРОМОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Желтовато-буроокрашенные водоросли разделяют на несколько крупных таксонов, которым разные альгологи присваивают ранги отделов или классов. Некоторые из этих таксонов, такие как диатомовые (Bacillariophyta) и бурые (Phaeophyta), монолитны и рассматриваются всеми в одинаковом объеме, другие — представляют собой искусственные группировки, внутри которых разные систематики выделяют различное число таксонов равного ранга. Большинство хромофит имеют гетероконтные подвижные клетки, поэтому в последних системах золотистые, диатомовые, желтозеленые и бурые водоросли в ранге классов объ-

Как видно, из отдельных групп золотистых водорослей можно выделить некоторые другие таксоны хромофит. Например, гетероконтные водоросли, подобные *Phaeothamnion*, образующие гетеротрихальный таллом, могли быть предшественниками бурых водорослей; у хризомонад наблюдается тенденция к потере гладкого жгутика и отложению кремниевых чешуй на поверхности клеток, что связывает их с диатомеями (кремниевый скелет, 1 перистый жгутик).

10.2. ОТДЕЛ ХАНТНОРНУТА

Желтозеленые водоросли также разнообразны по форме талломов, как и золотистые, но имеют зеленоватые оттенки в окраске клеток. У представителей этой группы наблюдается удивительный параллелизм форм с зелеными водорослями (хлорофитами). Многие желтозеленые водоросли не имеют клеточной стенки, а у тех видов, которые ее имеют, в ней преобладает не целлюлоза, а пектиновые соединения. Особенности основных групп желтозеленых водорослей представлены в табл. 13.

Таблица 13

Характеристика таксонов желтозеленых водорослей

Классы	Таллом	Оболочка	Представители
Xanthomonadophyceae	монадный	перипласт	<i>Heterochloris</i>
Xanthoamoeboophyceae	амебoidный	"	<i>Rhizochloris</i>
Xanthoscaphophyceae	пальмеллоидный	пелликула	<i>Helminthogloea</i>
Xanthococcophyceae	коккоидный	клеточная стенка, часто с отложением кремния	<i>Botrydiopsis</i>
Xanthotrichophyceae	нитчатый	клеточная стенка из двух Н-образных половинок	<i>Tribonema</i>
Xanthosiphonophyceae	сифональный	клеточная стенка	<i>Botrydium</i> , <i>Vaucheria</i>

Высшие желтозеленые водоросли (нитчатые и сифональные) широко распространены в пресных водоемах. Длинные неразветвленные нити *Tribonema* образуют скопления желтовато-зеленой тины, всплывающей в солнечную погоду на поверхность стоячих водоемов. Их клеточная оболочка с продольных сторон клеток состоит из двух половинок, находящихся одна на другую посередине, поэтому конечная клетка нити имеет остатки оболочки, выступающие подобно вилке штепселя (рис. 39, 1). *Botrydium*, имеющий сифональную организацию таллома, растет на

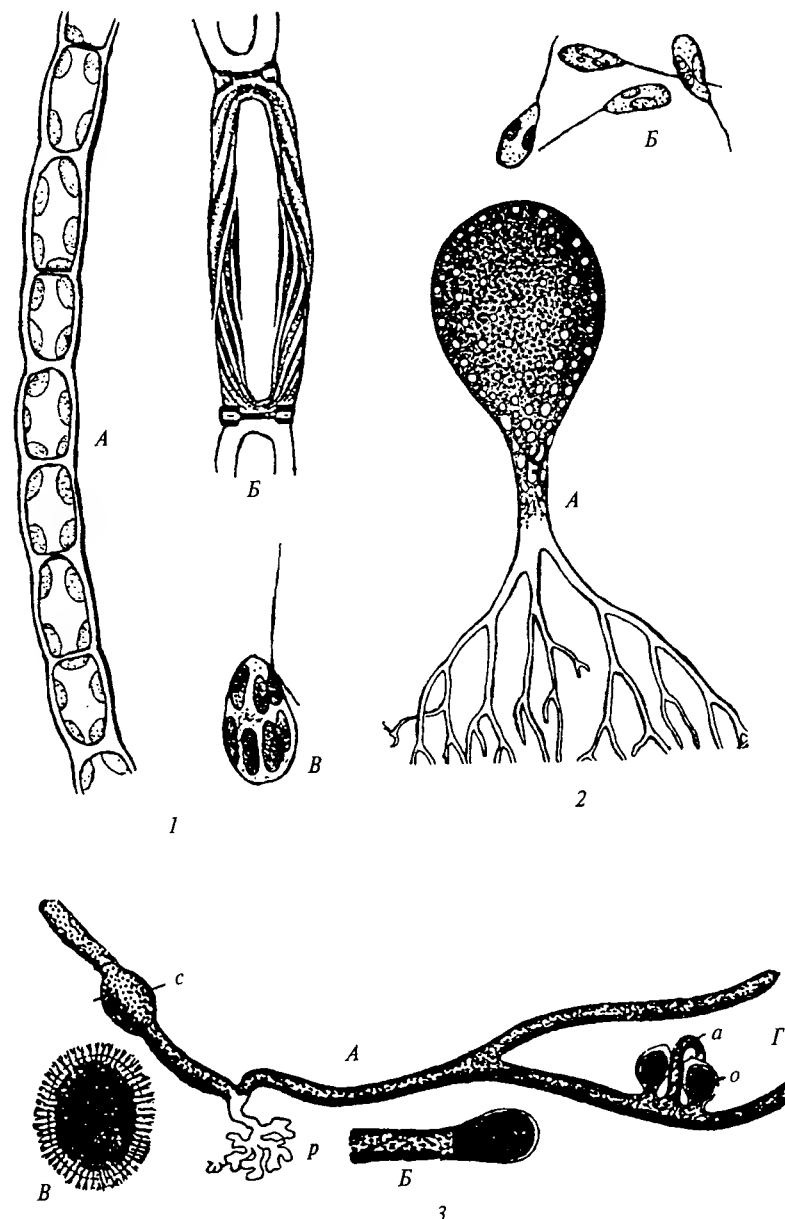


Рис. 39. Желтозеленые водоросли:
1 — *Tribonema* (А — таллом; Б — строение клеточной оболочки, состоящей из 2 половинок; В — зооспора); 2 — *Botrydium* (А — таллом; Б — зооспора); 3 — *Vaucheria* (А — молодой таллом, растущий из споры — с; Б — кончик нити с зооспорангием; В — синзооспора; Г — половой процесс — а — анте-нити, о — оогоний)

влажной почве около воды в виде зеленоватых шариков, диаметром примерно 1 мм, закоренных разветвленным ризоидом (рис. 39, 2). Крупные слаборазветвленные грязно-зеленые нити *Vaucheria* часто встречаются в водоемах и на влажной почве (рис. 39, 3). Вошерия интересна сменой типов жгутикования подвижных клеток в жизненном цикле. Ее крупная, одиночно формирующаяся зооспора покрыта по периферии большим числом попарно расположенных гладких жгутиков; такое строение зооспора имеет вследствие нерасхождения нескольких формирующихся в зооспорангии зооспор (*синзооспора*). Половой процесс — оогамия, и в мужских гаметангиях (антеридиях) образуются разножгутиковые сперматозоиды с одним перистым и другим гладким жгутиками.

10.3. ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA

Диатомовые водоросли — обособленный отдел, содержащий коккоидные формы, покрытые кремнеземным панцирем. Деление на классы производится на основании строения панциря, что позволяет классифицировать не только современные, но и ископаемые формы. Выделяют два класса диатомей: *центрические* (Centrophyceae) и *пеннатные* (Pennatophyceae). Первые имеют панцири, через створки которых можно провести больше двух осей симметрии (в основном — круглые, но могут быть эллиптические, треугольные, многоугольные); вторые — панцири, через створки которых можно провести не более двух осей симметрии.

Центрические водоросли преобладают в морях и имеют более примитивные черты, чем пеннатные. В частности, в цикле развития некоторых видов сохранились подвижные клетки (мужские гаметы — сперматозоиды) с одним перистым жгутиком. У других видов центрических водорослей половой процесс редуцирован и гаметы не образуются. Панцири центрических водорослей преобладают в осадочных породах. Деление Centrophyceae на порядки основано на форме панциря и очертаниях створок.

Пеннатные водоросли чаще встречаются в пресных водах. Они утратили подвижные стадии в жизненном цикле и имеют крайне упрощенный половой процесс: в клетках, готовых к оплодотворению, происходит мейоз с образованием тетрады гаплоидных спор, вслед за которым раскалывается цитоплазма, обособляя гаплоидные клетки (“гаметы”). У одних видов происходит слияние морфологически одинаковых гамет, возникших из разных особей (*изогамия*), у других — слияние гамет, сфор-

мированных в одной родительской клетке (*педогамия*), у третьих — вообще сливаются только гаплоидные ядра, образовавшиеся в результате мейоза (*автогамия*). Эволюция внутри класса Pennatophyceae шла в направлении появления и совершенствования строения шва — продольного отверстия в створках, позволяющего клетке совершать скользящие движения по субстрату. На этом основании выделяют порядки бесшовных (Agraphinales) — в основном планктонных водорослей, имеющих одноклеточные или колониальные талломы; одношовных (Monographinales) — с щелевидным швом на одной створке; двушовных (Diraphinales) — с двумя щелевидными швами на обеих створках; каналшовных (Aulonographinales) — с двумя каналовидными швами на обеих створках.

10.4. ОТДЕЛ PHAEOPHYTA

Бурые водоросли достигли вершин морфологической эволюции. Среди них нет одноклеточных и колониальных форм. Наиболее просто устроенные виды, объединяемые в порядок Ectocarpales, имеют гетеротрихальный таллом; наиболее сложно устроенные водоросли из порядка Laminariales — паренхимный, разделенный на проводящие, покровные, образовательные и другие ткани.

Бурые водоросли — почти исключительно морские обитатели. Известны две эволюционные линии: с апикальным и интеркалярным ростом таллома. Представители первой линии — *Spha-cellaria*, *Dictyota*, *Fucus*. Например, у диктиоты, распространенной в теплых субтропических и тропических морях, крупная верхушечная клетка делится сначала поперечно, а затем поперечные деления чередуются с продольными, так что образуются ряды клеток, идущих параллельно и перпендикулярно поверхности. У фукуса уже в стадии первых делений оплодотворенной яйцеклетки обозначается полярность делений перпендикулярно углу падения света, и вследствие неравного деления обращенная к свету клетка оказывается более крупной, чем находящаяся в тени ризоидная клетка (рис. 40).

Представители второй — линии *Ectocarpus*, *Cutleria*, *Laminaria*. У эктокарпуса рост вертикальных веточек таллома диффузный, т.е. все клетки способны к делению. У кутлерии по краям таллома имеются волоски (*трихоталлом*), в основании которых находится зона мелких делящихся клеток. У ламинарии слой меристематических клеток (*меристодерма*) закладывается между многолетним черешком и однолетней листовой пластинкой.

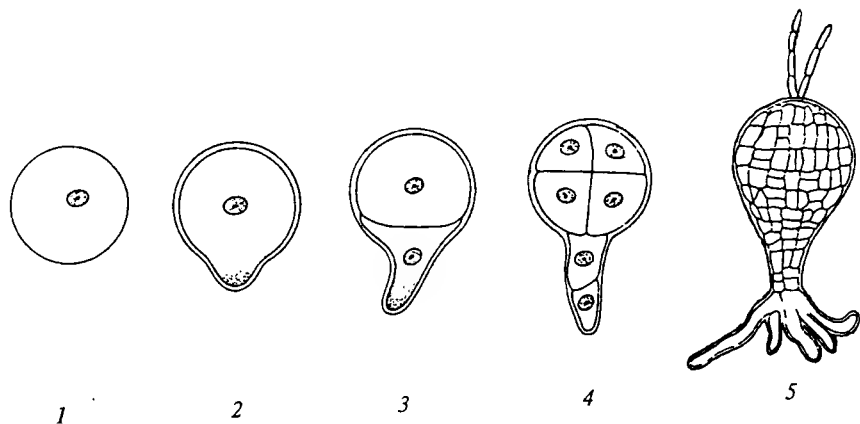


Рис. 40. Развитие зародыша *Fucus* (Goodner, Guatrano, 1993):

1 — оплодотворенная зигота; 2 — полярный рост зиготы, дающий начало ризоиду; 3 — первое клеточное деление поперек, дающее начало двум неодинаковым клеткам; 4 — следующее деление в ризоиде параллельно 1-му, в талломной клетке — перпендикулярно; 5 — дальнейшие деления, приводящие к образованию многоклеточного округлого таллома и разветвленного ризоида

В обеих линиях наблюдаются две эволюционные тенденции:

1. К снижению роли бесполого размножения. У *Ectocarpus* зооспоры формируются в большом числе в крупных клетках — зооспорангиях. У *Sphacellaria* зооспорангии формируются только в условиях короткого дня — зимой и весной. Летом размножение осуществляется вегетативным путем — выростами таллома, состоящими из нескольких клеток (“почками” или “пропагулами”). Отрываясь от материнского растения, пропагулы разносятся водой и, опустившись на субстрат, прорастают в новую особь. У *Dictyota* вместо многочисленных зооспор в спорангиях формируются по 4 крупные неподвижные тетраспоры, а у *Fucus* бесполое размножение вообще отсутствует.

2. К снижению роли гаметофита в жизненном цикле. У *Ectocarpus* имеется изоморфная смена генераций, однако не регулярная, ибо зависит от температуры (см. с. 35). У *Cutleria* спорофит и гаметофит морфологически различимы, причем смена генераций настолько нерегулярна, что в разных морях преимущественно распространены только гаметофит (*Cutleria*) или только спорофит (*Aglaosonia*) (см. рис. 29, 3). У *Laminaria* диплоидный спорофит — многоклеточное многолетнее растение, а гаплоидный гаметофит — микроскопический, состоящий из нескольких клеток. Наконец, у *Fucus* самостоятельно живущий гаметофит вообще отсутствует; его роль выполняют клетки, вы-

стилающие углубления на талломе — скафидии (концептакулы), в которых формируются гаплоидные антеридии и оогонии.

Эта эволюционная тенденция послужила основанием для деления бурых водорослей на класс Phaeozoosporophyceae, в который включены водоросли, имеющие в цикле развития две самостоятельные генерации — спорофит и гаметофит (порядки Ectocarpales, Cutleriales, Dictyotales, Laminariales и др.) и класс Cyclosporophyceae, объединяющий водоросли, у которых отсутствует самостоятельный гаметофит (порядок Fucales).

ГЛАВА 11. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРИБОВ

Грибы выделены в отдельную группу организмов, отличающихся как от растений, так и от животных, прежде всего типом питания. Грибы не автотрофы, у них нет хлоропластов, они могут утилизировать лишь энергию, запасенную в органических соединениях. Это отличает их от растений. В отличие от животных грибы — *всасывальщики*, или *осмотрофы*: они питаются всасыванием питательных веществ из окружающей среды. Эти особенности питания наложили существенный отпечаток на морфологию и физиологию грибов.

1. Вегетативное тело большинства грибов представлено *мицелием*, или *грибницей*, состоящей из сильно разветвленных нитей — *гиф* (рис. 41). Такое строение позволяет грибу максимально оккупировать субстрат для извлечения из него питательных веществ. У большинства грибов нет специальных приспособлений для питания, они всасывают питательные вещества всем телом.

2. Осмотрофный способ питания заставляет все вегетативное тело гриба максимально погрузиться в субстрат, но при этом становится трудно распространяться и захватывать новые субстраты. Поэтому споры, которыми грибы размножаются, выносятся над субстратом с помощью специальных мицелиальных структур, часто сложно устроенных

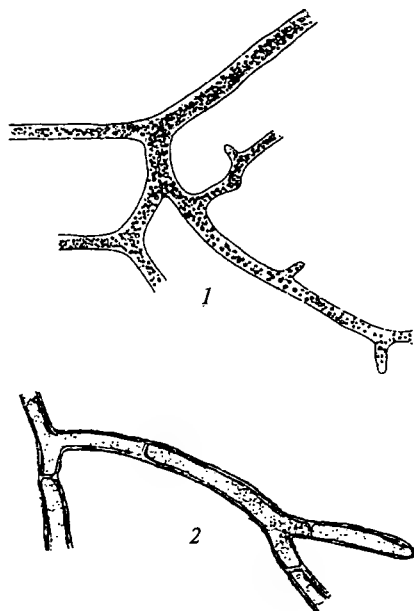


Рис. 41. Мицелий неклоточный (1) и клоточный (2)

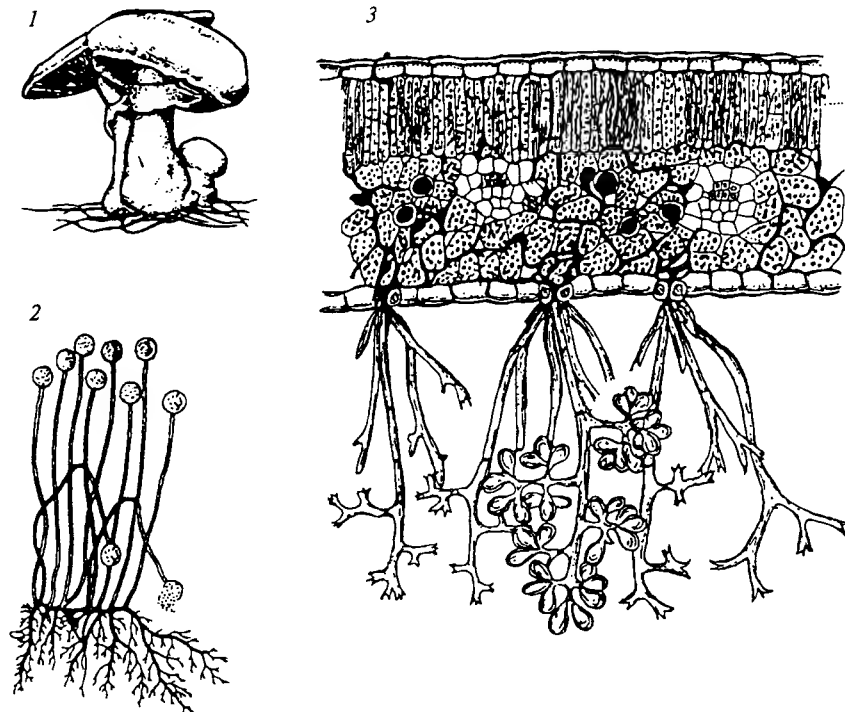


Рис. 42. Органы спороношения грибов:

1 — плодовое тело шампиньона *Agaricus bisporus*; 2 — спорангиеносец и спорангий плесневого гриба *Mucor*; 3 — спорангиеносцы с зооспорангиями возбудителя ложной мучнистой росы (милдью) винограда *Plasmopara viticola*, высывающиеся из устьиц

(рис. 42). То, что в общежитии называют грибами, представляет собой лишь плодовые тела, несущие внутри или на поверхности споры.

3. Тело грибов не может достигать очень больших размеров, ибо поступление питательных веществ с помощью экзоосмоса в глубинные клетки затруднительно. Видимо, по этой причине грибы не достигли высокой и сложной организации высших растений и животных.

4. Грибы для получения энергии должны утилизировать сложные органические соединения, которые вследствие большой молекулярной массы не могут проникать в клетки через клеточные оболочки. Поэтому грибы выделяют в окружающую среду ферменты, разрушающие высокомолекулярные полимеры (полисахариды, нуклеиновые кислоты, белки и др.) до отдельных мономеров, способных поступать в клетку. Такие ферменты

Признаки, характерные для растений, животных и грибов

Признаки	Растения	Животные	Грибы
Геном			
Размер ($\times 10^9$ D)	1000—2000	100—2000	10—30
Процент повторов	~ 30	~ 40	~ 10
Цитология и ультра-структура			
Число ядер в клетке	одно	одно	одно или много
Цитокinesis	сопряжен с митозом		не сопряжен
Рост клеток	изодиаметрический		апикальный
Клеточная стенка	есть	нет	есть
Центральная вакуоль	в фазе метаболической активности	при старении	
Формирование вакуоли	за счет роста клеток, растяжением	за счет локального автолиза внутреннего содержимого	
Метаболизм			
Синтез лизина	через диаминопимелиновую кислоту	через α -аминоадипиновую кислоту	оба пути
Конечный продукт метаболизма азота	аспарагин, глутамин	мочевина	мочевина
Запасные углеводы	крахмал	гликоген	гликоген, трегаллоза, сахароспирты
Структурные углеводы	целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин	хитин	хитин, глюкан (маннан), целлюлоза
Синтез меланина	в мертвых клетках	в живых клетках	
Физиология и образ жизни			
Образ жизни	прикрепленный	свободный	прикрепленный
Тип питания	фототрофный	зоотрофный	осмотротрофный
Способ получения энергии	автотрофный	гетеротрофный	

называют *гидролазами*, или *деполимеразами*. Грибы — источники высокоактивных деполимераз. Таким образом, пищеварительный сок, который у животных выделяется в просвет кишечника, у грибов выделяется наружу, непосредственно в субстрат, вследствие чего грибная гифа аналогична вывернутой наизнанку кишке.

5. В клетках грибов должно возникать высокое тургорное давление для того, чтобы вода с растворенными в ней питательными веществами проникала из субстрата в мицелий. Гигантское давление, создаваемое грибами, можно проиллюстрировать частыми случаями разрывов асфальтового покрытия улиц растущими плодовыми телами шампиньонов.

Место, которое занимают грибы в системе биоты, их связи с другими организмами далеки от полной ясности. В 18 в. французский ботаник П. Вейан назвал грибы изобретением дьявола, придуманным для того, чтобы нарушать гармонию остальной природы и приводить в отчаяние систематиков. Аналогично, хотя без ссылок на дьявола, пишут о грибах и сейчас. Грибы, подобно растениям, ведут прикрепленный образ жизни, но не фотосинтезируют; как и у растений, клетки грибов покрыты полисахаридной клеточной стенкой, но важный компонент этой стенки — присущий животным углевод хитин и т.д. Некоторые особенности, отличающие грибы от растений и животных, приведены в табл. 14.

Рассмотрим подробнее некоторые положения таблицы.

Размер генома. Несмотря на то, что грибы — типичные эукариоты, имеющие ядро, гистоны, митотический аппарат, митохондрии, половой процесс и проч., их геном по размерам ближе к прокариотному, чем к эукариотному. Например, пекарские дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* имеют 17 хромосом, каждая из которых в среднем в 6 раз меньше ДНК кишечной палочки. В геноме высших эукариотов отдельные последовательности ДНК многократно повторяются. У грибов процент повторов гораздо ниже, чем у растений и животных, причем повторяющиеся последовательности представляют собой в основном гены рибосомальной РНК.

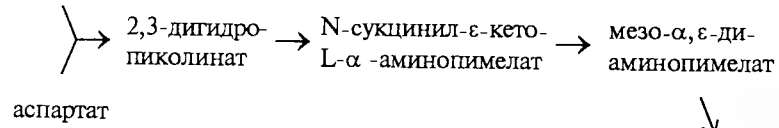
Митоз. У большинства грибов нет центриолей. Вместо них описана структура, называемая *полярным телом веретена (ПТВ)*. Эта структура расположена обычно вне ядерной оболочки, которая сохраняется во время митоза, и через окошки в оболочке соединена с внутриядерными микротрубочками. В отличие от высших эукариотов, у многих грибов хромосомы не образуются в метафазе экваториальной пластинки и анафаза у них не синхронна. После окончания митоза, когда образуются два

дочерних ядра, каждое получает по одному ПТВ. В процессе подготовки к митозу одновременно с дубликацией хромосом ПТВ удваивается, и каждое дочернее, скользя по ядерной мембране, обозначает полюс, к которому движется пул хромосом. Таким образом, у грибов, как и у многих водорослей, наряду с микротубулярным механизмом деления хромосом имеет место более древний мембранный.

Цитокинез у грибов не сопряжен с митозом, поэтому клетки многих грибов многоядерные. В отличие от растений (как у животных) микротрубочки в клетках грибов расположены не у плазмалеммы, а в толще цитоплазмы, и цитокинез происходит не с образованием фрагмопласта, а путем вставания оболочки внутрь клетки.

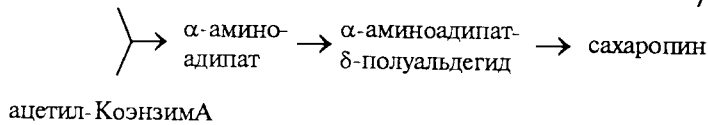
Синтез лизина. Большинство аминокислот у всех организмов, включая про- и эукариотов, синтезируются через образование одних и тех же промежуточных продуктов. Одно из немногих исключений — лизин, синтез которого может протекать двумя путями:

1) пируват



лизин

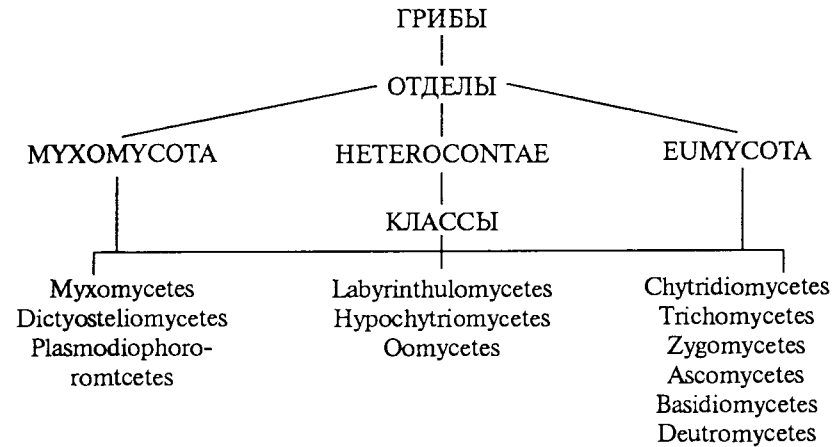
2) α -кетоглутарат



В первом случае в качестве промежуточного продукта образуется *диаминопимелиновая кислота*. Такой путь характерен для бактерий, большинства водорослей, всех высших растений и небольшой группы грибов — оомицетов. Во втором случае лизин синтезируется через α -аминоадипиновую кислоту, как это описано у животных, эвгленовых водорослей (которые, как указывалось выше, произошли от трипаносом) и большинства грибов.

Синтез меланина. В живых клетках растений меланин не синтезируется. Его образование происходит при отмирании (некрозе), вследствие чего мертвые участки растений чернеют. У животных меланин играет большую роль в адаптациях к окружающей среде (например, в приобретении покровительственной окраски). У многих грибов мицелий и споры меланизированы, вследствие чего окрашены в серый, буроватый, темно-зеленый, черный цвета. Меланин повышает прочность клеточных оболочек, устойчивость клеток к ультрафиолетовому и ионизирующему излучениям, механическим и химическим повреждениям.

Общность способов питания вовсе не означает филогенетической общности грибов. В группу организмов, обозначаемых как грибы, входит большое число независимо возникших или очень давно разошедшихся эволюционных линий. Среди них имеются как амебоподобные животные, так и потерявшие хлорофилл водоросли. Как писал известный английский миколог Д. Хоуксворд (1990), "грибы — это организмы, которых изучают микологи". Три главные эволюционные линии, которыми занимаются микологи, показаны на схеме.



12.1. ОТДЕЛ МУХОМИКОТА

Группа миксомицетов, или *слизевиков*, объединяет организмы, вегетативная фаза которых представлена *плазмодием* — голь цитоплазматической массой, окруженной перипластом и способной к амебообразным перемещениям, или *псевдоплазмодием* — агрегацией амебообразных клеток (*миксамеб*), также способных к синхронному движению. При спороношении плазмодий преобразуется в один или группу спорангиев, в которых формируются покоящиеся споры, покрытые целлюлозными (реже хитиновыми) оболочками. Следовательно, в вегетативной фазе миксомицеты сходны с животными, а в генеративной — с грибами. Первый серьезный исследователь миксомицетов — знаменитый немецкий ботаник Де Бари — назвал их поэтому *Мусетоэа*, т.е. грибы-животные. Деление миксомицетов на классы основано на строении плазмодия, прорастании спор и других признаках.

Класс Мухомycetes (истинные миксомицеты). Сапротрофные организмы, живущие чаще всего в лесу и питающиеся осмотротрофным способом (мертвым растительным субстратом) или зоотрофным (клетками бактерий, дрожжей). Их плазмодии, содержащие большое число диплоидных ядер, погружены в субстраты (гниющую древесину, опавшую листву и др.). При переходе к плодоношению плазмодий “выползает” на поверхность субстрата и преобразуется в группу спорангиев, внутри которых ядра редуционно делятся, а участки цитоплазмы, содержащие по одному ядру, обособляются в споры, покрытые целлюлозными оболочками. Кроме спор спорангии содержат стерильные нити — *капиллиций*, образованные из вытянутых вакуолей, или *псевдокапиллиций* — из остатков оболочек сросшихся друг с другом спорангиев. Обладая высокой гигроскопичностью, эти нити при изменении влажности изгибаются и разрыхляют споровую массу, а также участвуют в освобождении спор из спорангиев.

В капле воды споры преобразуются в зооспоры (миксофлагелляты) с одним или двумя неравной длины жгутиками. Парно сливаясь, зооспоры формируют диплоидные клетки, причем слияние у большинства видов может происходить только между зооспорами, имеющими различные типы спаривания (*гетероталлизм*). Диплоидная клетка теряет жгутики, погружается в субстрат и разрастается в плазмодий, количество ядер которого увеличивается вследствие митозов.

Деление на порядки основано на окраске плодовых тел и спор, типе капиллиция и других признаках.

Порядок Liciales включает виды, у которых отсутствует настоящий капиллиций и плазмодий светло окрашен. Наиболее часто встречается вид *Lycogala epidendrum*, формирующиеся спорония которого в виде розовых шариков особенно хорошо заметны на фоне зеленого мха. При созревании отдельные спорангии сростаются стенками, шарик темнеет и превращается в *эталлий*, внутри которого образуются споры и псевдокапиллиций, представляющий собой остатки оболочек спорангиев.

В **порядок Trichiales** также входят виды со светлоокрашенными плазмодиями и спорами, но имеющие истинный капиллиций в виде трубочек со спирально утолщенными оболочками. В лесу на мертвой коре часто встречаются спорангии *Trichia* в виде групп золотистых рюмочек.

К **порядку Stemonitales** относятся темноокрашенные миксомицеты, у которых ножка (*колонка*) продолжается внутри вытянутого спорангия и образует многочисленные разветвления (капиллиций), вследствие чего спорангий на продольном разрезе имеет вид пера. Группы изящных спорангиев *Stemonites*, подоб-

ных уменьшенным во много раз соцветиям рога, часто встречаются в лесу.

Класс Dictyosteliomycetes (клеточные миксомицеты). Вегетативная фаза этих миксомицетов представлена отдельными клетками (*миксамебами*), которые живут в богатом органическими веществами субстрате (в навозе), питаются бактериями (зоотрофный тип питания) и размножаются делением клеток. При голодании они образуют агрегаты (псевдоплазмодии), в которых синхронные движения отдельных клеток направлены к определенным местам (центрам инициации). Наползая друг на друга, амёбы формируют столбик (колонку) с расширенным верхом (спорангием), покрытым целлюлозной оболочкой. Амёбы внутри спорангия превращаются в покоящиеся споры, из которых при наступлении благоприятных условий выходят амёбы. Своеобразный жизненный цикл (см. рис. 8, 2) и простота лабораторного культивирования сделали этих миксомицетов одними из самых популярных объектов изучения биологии развития.

Класс Plasmodiophoromycetes (паразитические миксомицеты) включает виды, развивающиеся как облигатные внутриклеточные паразиты высших растений. Таков возбудитель килы крестоцветных *Plasmodiophora brassicae*. Его плазмодии, находящиеся в клетках корней, вызывают усиление тока питательных веществ к корню, что приводит к увеличению размера зараженных клеток и образованию наростов (галлов) на корнях. Их поверхность растрескивается, и гниlostные организмы, проникающие из почвы через трещины, вызывают гниение корня. Плазмодии паразита после усиленного питания в клетках корня распадаются на одноядерные споры (в связи с паразитическим образом жизни спорангии не формируются), покрытые прочными хитиновыми оболочками. После разрушения корня споры попадают в почву, где могут сохраняться много лет. Под влиянием корневых выделений крестоцветных растений споры прорастают и образуют двужгутиковые зооспоры, которые прикрепляются к корневым волоскам, теряют жгутики и заражают корни.

12.2. ОТДЕЛ HETEROCONTAE

Некоторые группы “грибоподобных” организмов имеют много черт, сближающих их с разножгутиковыми водорослями — хромофитами. Их подвижные клетки гетероконтны или (вследствие вторичной утраты) имеют один перистый жгутик; половой процесс (там где он есть) — оогамия, морфологически сходная с половым процессом некоторых гетероконтных водорослей (рис. 43); синтез лизина проходит через диаминопимелиновую кислоту, как у растений, но не как у животных и боль-

шинства грибов; в клеточной стенке содержится много целлюлозы и очень мало хитина; запасной углеводов — β -глюкан ламинарин, кристы митохондрий трубчатые (у истинных грибов кристы лентовидные). Все это наводит на предположение о том, что эти организмы произошли от потерявших хлоропласты и перешедших к гетеротрофному питанию золотистых или желтозеленых водорослей. Прямые доказательства этому получены при сравнении нуклеотидного состава ядерных рибосомальных и митохондриальных генов этих организмов с другими грибами и гетероконтными водорослями. Многие таксономисты выделяют их в отдел Oomycota, но в данном руководстве они составляют 3 класса в отделе Heterocontae.

Класс *Labyrinthulomycetes* (сетчатые миксомицеты). Эта слабо изученная группа организмов открыта в 1867 г. Л.С. Ценковским. Они паразитируют на морских водорослях и морской траве zostере, вызывая иногда ее массовую гибель. Лабиринтуломицеты хорошо культивируются на искусственных средах, питаясь клетками бактерий и дрожжей. Лабиринтуломицеты образуют веретеновидные одноядерные клетки, которые выделяют слизь, застывающую в виде трубочек; внутри этих трубочек клетки движутся, вызывая их удлинение, ветвление, слияние (анастомозы), вследствие чего образуются сетчатые колонии. По наличию таких колоний их объединяют с миксомицетами, однако у некоторых видов обнаружены гетероконтные зооспоры со стигмой, что указывает на их родство с золотистыми водорослями.

Класс *Hyphochytriomycetes* включает небольшое число преимущественно морских водных грибов, имеющих подвижные клетки с одним перистым жгутиком. Биология этих грибов и их жизненные циклы изучены недостаточно. Среди них преобладают паразиты водорослей, водных грибов и беспозвоночных.

Класс *Oomycetes* — важнейший в этой группе псевдогрибов. Среди нескольких порядков, в которые объединяют оомицеты, наиболее богаты видами порядки *Saprolegniales* и *Peronosporales*. Сапролегниевые представлены видами, имеющими хорошо развитый мицелий без перегородок (сифональная организация) и оогамный половой процесс. У них в оогонии формируется несколько лишенных собственных оболочек оосфер, которые после оплодотворения содержимым антеридия (дифференцированные мужские гаметы в антеридии не образуются) формируют покрытые плотными оболочками ооспоры (рис. 43, 1в). У пероноспоровых в оогонии закладывается только одна оосфера, а окружающее ее содержимое оогония (периплазма) используется для питания формирующейся ооспоры и образования дополнительных защитных оболочек вокруг нее. Сапролегниевые — в основном водные грибы, предпочитающие белковые

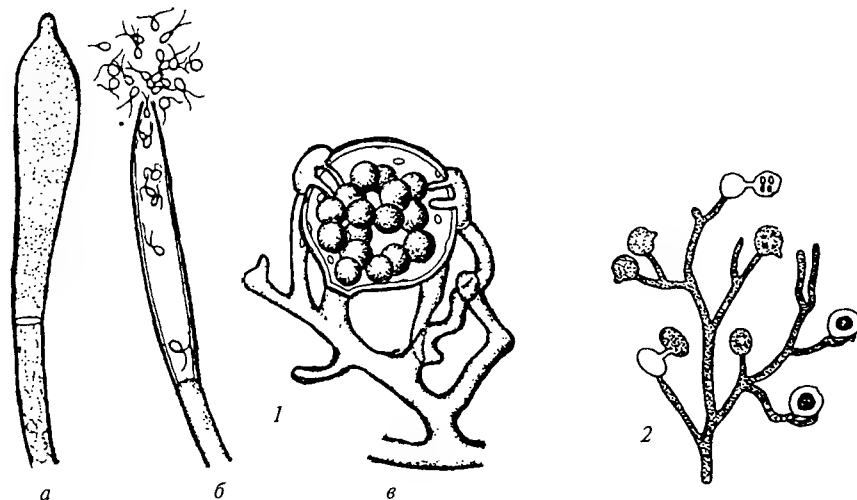


Рис. 43. Оомицеты:

1 — *Saprolegnia* (а — мицелий с зооспорангием; б — зооспоры; в — оогоний с несколькими яйцеклетками и антеридий); 2 — *Pythium*

субстраты — трупы беспозвоночных и рыб, икру, ослабленных живых рыб и др. Пероноспоровые наряду с водными включают большое число наземных видов, паразитирующих на высших растениях и причиняющих большой экономический ущерб сельскому хозяйству. Они вызывают такие распространенные болезни, как гнили всходов сельскохозяйственных и лесных пород, фитофтороз картофеля и томатов, ложные мучнистые росы подсолнечника, винограда (милдью), сахарной свеклы, табака, салата и др.

Переход от водного образа жизни к наземному сопровождался изменением способов бесполого размножения. У сапролегниевых грибов зооспорангий представляет собой несколько расширенный и отделенный перегородкой конец недифференцированной гифы. Выходящие из него зооспоры распространяются водным током, оседают на подходящий субстрат, теряют жгутики, покрываются оболочкой (инцистируются) и прорастают в мицелий (рис. 43, 1а, б). У многих видов из инцистированных зооспор образуется не росток, а новая зооспора, отличающаяся по морфологии от предыдущей: первичная зооспора — грушевидная с верхушечными жгутиками, вторичная — почковидная с боковыми жгутиками (явление *дипланетизма*), что увеличивает возможности для расселения.

У низших пероноспоровых грибов (род *Pythium*), которые также живут в основном в воде или во влажной почве, со-

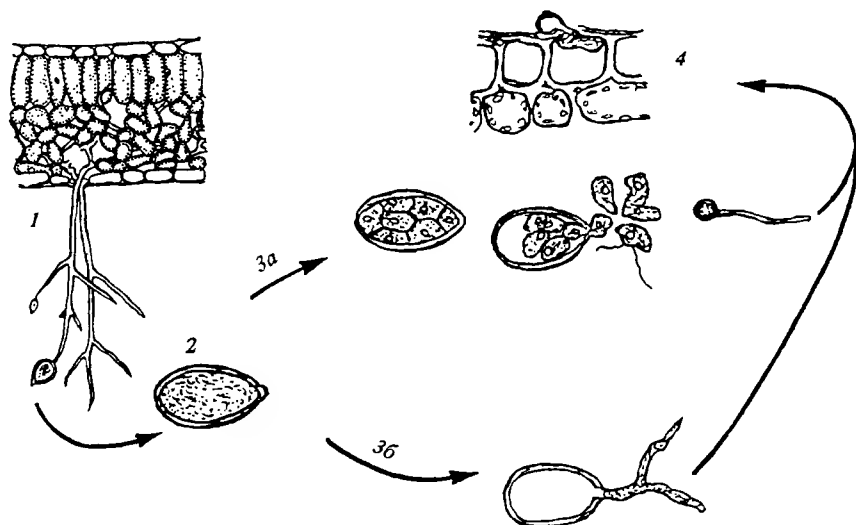


Рис. 44. Бесполой цикл пероноспорового гриба *Phytophthora infestans*:

1 — мицелий в паренхиме картофеля с высывающимися через устьица спорангиеносцами и зооспорангиями; 2 — отделившийся зооспорангий; 3 — прорастание зооспорангия (а — не прямое при пониженной температуре; б — прямое — при повышенной); 4 — внедрение проростка в клетку листа картофеля

держимое округлых зооспорангиев на концах веточек мицелия освобождается в виде пузыря (рис. 43, 2), в котором формируются зооспоры. Высшие пероноспоровые живут исключительно как паразиты наземных растений. Их мицелий находится в тканях хозяина, а древовидно разветвленные спорангиеносцы с лимбовидными или шаровидными зооспорангиями на концах высываются из устьиц, образуя с нижней стороны пораженного листа (где больше устьиц) белый или грязновато-фиолетовый налет (*ложную мучнистую росу*). Лишенные клеточной оболочки зооспоры, выходя из зооспорангиев, в воздушной среде не смогли бы не только распространяться, но быстро бы погибли. Поэтому пероноспоровые грибы прорастают в два этапа. Сначала зооспорангий целиком отрывается от спорангиеносца и разносится ветром или дождевыми брызгами. Попадая в каплю воды, он прорастает, причем у видов рода *Phytophthora* способ прорастания зависит от температуры среды (рис. 44). При низкой температуре (ниже 20°) зооспорангий образует зооспоры (не прямое прорастание), которые, проплавав некоторое время, теряют жгутики, инцистируются и прорастают ростковой трубкой, внедряющейся в ткань растения. При более высокой температуре зооспор не образуется и из зооспорангия сразу

появляется росток (прямое прорастание). Изменение способов прорастания — замечательная адаптация к условиям жизни: при повышенной температуре капли воды на листьях быстро высыхают, и зооспоры могут не успеть инцистироваться и прорасти. Поэтому хотя при прямом прорастании и уменьшается энергия размножения (вместо десятка зооспор прорастает один зооспорангий), но увеличивается вероятность выживания, т.е. наблюдается эволюционная тенденция от *r*-стратегии к *K*-стратегии. Развитие этой эволюционной линии привело к тому, что некоторые пероноспоровые грибы (роды *Peronospora*, *Bremia*) перестали формировать зооспоры при пониженных температурах; размножение подвижными клетками у них полностью утрачено, а зооспорангий превратился в неподвижную спору (*конидию*).

12.3. ОТДЕЛ EUMYCOTA

Группу организмов, относимых к настоящим грибам, объединяют следующие признаки: а) основные компоненты клеточной стенки хитин и глюкан (последний у некоторых организмов заменен маннаном); б) синтез лизина осуществляется через α-аминоадипиновую кислоту; в) кристы митохондрий плоские; г) питание исключительно осмотрофное. Характеристика основных классов грибов представлена в табл. 15.

Таблица 15

Признаки, характеризующие классы грибов

Классы грибов	Типы таллома	Бесполое размножение	Половое размножение	Цикл развития	Мейоспоры
1	2	3	4	5	6
Chytridiomycetes	плазмодий, ризомицелий, неклеточный мицелий	зооспоры с 1 гладким задним жгутиком	хологамия, изогамия, гетерогамия, оогамия	гаплоидный; изоморфная смена генераций	аналогичны митоспорам (зооспоры)
Zygomycetes	неклеточный мицелий	неподвижные эндоспоры в спорангиях	гаметангиогамия (зигогамия)	гаплоидный	аналогичны митоспорам (спорангиоспоры)
Ascomycetes	клеточный мицелий с простыми порами в перегородках	неподвижные экзоспоры (конидии) на конидиеносцах	соматогамия, гаметангиогамия, сперматогамия	гаплоидный с ограниченным дикарионизмом, диплоидный	в сумках по 8 (реже по 4)

1	2	3	4	5	6
Basidiomycetes	клеточный мицелий с долипорами в перегородках	неподвижные экзоспории на конидиеносцах	соматогамия, оогамия	гаплоидно-дикариотический	на базидиях по 4 (реже по 2)
Deuteromycetes	клеточный мицелий с простыми порами	неподвижные экзоспории на конидиеносцах	отсутствует	бесполой	отсутствуют

Рассмотрим особенности химического состава, строения и образа жизни грибов.

ГЛАВА 13. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

13.1. СОСТАВ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ

Основные компоненты клеточной стенки грибов — углеводы и белки. Наиболее часто встречаются следующие углеводы.

Глюканы — полимеры глюкозы с α - или β -связями между молекулами.

Хитин — полимер аминсахара N-ацетилглюкозамина (рис. 45). В клеточной оболочке зигомицетов наряду с хитином

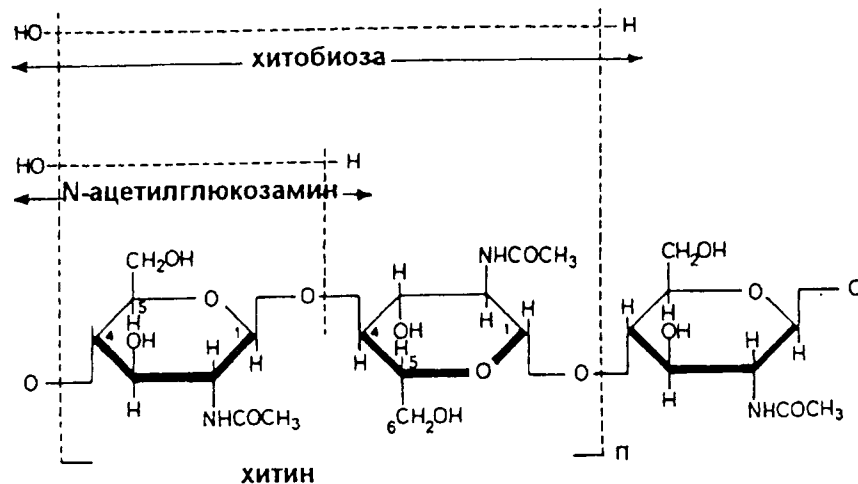


Рис. 45. Формула хитина

обнаружен N-глюкозамин, т.е. хитин, мономеры которого не ацетилированы. Такой углевод называют *хитозаном*.

У некоторых аскомицетов в клеточной стенке преобладает не глюкан, а маннан.

Белки входят в состав клеточных стенок главным образом в форме ковалентно связанных с углеводами *гликопротеинов*.

Структура клеточной оболочки аскомицетного гриба показана на рис. 46. Как видно, оболочка грибов многослойная. Внутренний слой, покрывающий плазмалемму, состоит из молекул хитина. Далее следует слой, образованный молекулами гликопротеинов, наконец, наружные слои оболочки сформированы из различных молекул глюканов.

13.2. ЗАПАСНЫЕ ПРОДУКТЫ

Грибы имеют своеобразный состав запасных углеводов, в частности, у них отсутствует крахмал, вместо которого в клетках запасается животный крахмал — *гликоген*. Широко представлены также многоатомные сахароспирты — *полиолы* (трехатомный *глицерин*, пятиатомный *рибит*, шестиатомный *маннит* и др.).

Обнаружены у грибов и своеобразные сахара, такие как дисахарид *трегалоза*, который обычен только у грибов (его второе название — *микоза*).

ГЛАВА 14. СТРОЕНИЕ ТАЛЛОМА

14.1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ТАЛЛОМОВ У ГРИБОВ ИЗ РАЗНЫХ КЛАССОВ

Простейший таллом имеют некоторые виды хитридиомитов: это голый комок цитоплазмы (плазмодий), содержащий много ядер и погруженный в субстрат. Так как большинство

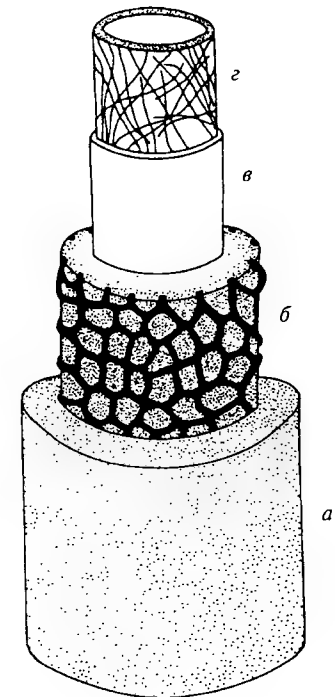


Рис. 46. Структура оболочки грибной клетки:

а — глюканы; б — пептидоглюкан; в — белок; г — хитин

подобных грибов паразитируют на растениях, субстратом оказывается клетка растения (рис. 47, 1).

У других видов хитридиевых грибов наблюдается некоторая дифференциация таллома: от центральной части отходят ните-

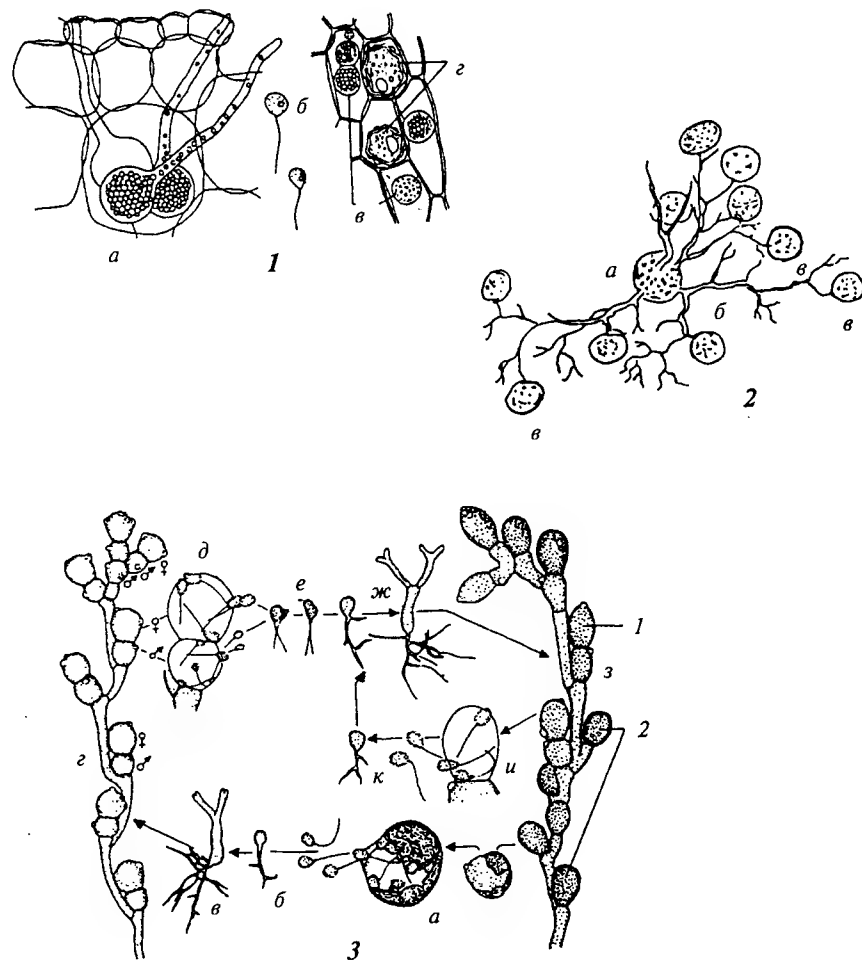


Рис. 47. Хитридиомицеты:

1 — *Olpidium brassicae* в клетках корня капусты (а — зооспорангии; б — зооспоры; в — плазмодии; г — покоящиеся споры); 2 — *Polyphagus euglenae* (а — цистоспора; б — ризомицелий; в — клетки водоросли); 3 — *Allomyces arbuscula* (а — зооспорангий, освобождающий зооспоры; б, в — развитие гаметофита; г — зрелый гаметофит с мужским и женским гаметангиями; д — копуляция гамет; е — планозигота; ж — прорастание зиготы; з — спорофит с гаплоидными (1) и диплоидными (2) спорангиями; и — прорастание диплоидного спорангия; к — проросток митоспоры)

видные выросты, называемые *ризомицелием*. Часто эти выросты не содержат ядер и не могут, следовательно, выполнять много функций, но одну важную функцию они выполняют — более эффективно оккупируют субстрат. Например, паразит водорослей *Polyphagus euglenae* с помощью ризомицелия может одновременно питаться несколькими клетками эвглен (рис. 47, 2).

Возникновение ризомицелия создало большие возможности для морфологической эволюции грибов. У наиболее примитивных хитридиомицетов бесполой цикл происходит следующим образом: зооспора, попавшая на поверхность клетки восприимчивого растения, покрывается оболочкой (*инцистируется*) и переливает содержимое в клетку хозяина, где превращается в амeboид. Ядра разросшегося амeboида делятся митотически, после чего он целиком превращается в спорангий и прекращает существование после освобождения зооспор (эндогенное развитие спорангиев). Подобный тип таллома называется *холокарпическим*, а спорангий — *моноцентрическим*. Развитие ризомицелия привело к миграции ядер в отдельные его участки (собираательные клетки), которые приобрели способность превращаться в зооспорангии. Таким образом, на одном талломе возникало несколько зооспорангиев, и таллом не погибал после формирования зооспор, а продолжал вегетировать. Такой *эукарпический* таллом является зачатком истинного мицелиального строения.

Зигомицеты — это грибы с хорошо развитым, часто разветвленным мицелием без перегородок (см. рис. 41, 1), т.е. формально их таллом представляет собой одну гигантскую клетку (сифональный тип организации). С одной стороны, это хорошо, т.к. интегрирует все части организма в единое целое, с другой — плохо, ибо небольшое повреждение может вызвать гибель значительной части таллома (пока пораженное место не будет отделено перегородкой).

У аскомицетов и дейтеромицетов мицелий с перегородками, но называть отдельные камеры клетками можно с большой натяжкой. Во-первых, у многих видов клетки содержат нефиксированное число ядер, редко одно, чаще 2, 3 и даже больше двадцати (сифонокладальный тип организации). Во-вторых, клеточная перегородка имеет центральную пору (рис. 48), через которую могут мигрировать из од-

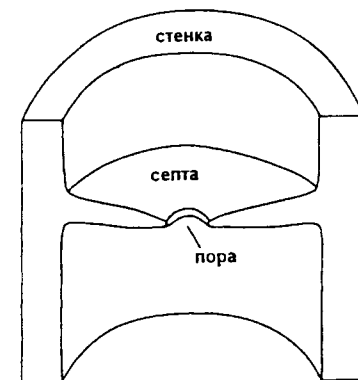


Рис. 48. Септы аскомицетов

ной клетки в другую питательные вещества, вирусы и даже ядра. Однако благодаря наличию перфорированной перегородки аскомицетам легче регулировать ток цитоплазмы, чем зигомицетам. В их мицелии находятся различные структуры белковой и углеводной природы: пробки, тельца Воро-нина, микрофиламенты, способные быстро перекрыть поры и отделить поврежденную часть мицелия от неповрежденной.

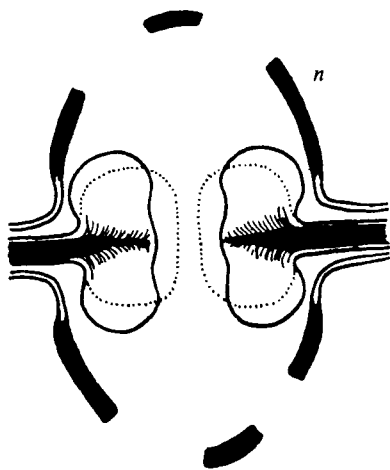


Рис. 49. Долипоровая септа базидиомицетов; *n* — парентосома (пунктиром показана способность изменять диаметр поры)

В перегородках большинства базидиальных грибов также имеется отверстие, заканчивающееся с обеих сторон плоскими дисками — *долипоровая септа*, но оно затянато перфорированной мембранной структурой — *парентомой* (рис. 49).

14.2. МИЦЕЛИАЛЬНО-ДРОЖЖЕВОЙ ДИМОРФИЗМ

Грибам присуще явление, получившее название диморфизма. Еще из школьных учебников известно, что есть грибы, у которых отмечается дрожжеподобный рост (одиночные или в коротких цепочках округлые клетки, не имеющие полярности и размножающиеся *выпячиванием оболочки* — почкованием), и грибы с мицелиальным ростом (цилиндрические клетки в разветвленных нитях с отчетливой полярностью — ростом верхушкой, размножающиеся *выпячиванием* оболочки — делением). Многие виды грибов в разных условиях могут находиться в мицелиальном или дрожжевом состоянии. Такой мицелиально-дрожжевой диморфизм обусловлен различными причинами:

1. Физиологией питания. Мицелиальные формы дейтеромицетов из рода *Verticillium* живут, как сапротрофы в почве, но могут заражать корни высших растений, проникать в сосуды ксилемы и существовать там в дрожжеподобной форме, вызывая увядание (вилт) пораженного растения. Другой дейтеромицет *Candida albicans* в дрожжевой форме паразитирует в позвоночных животных и человеке, вызывая поражения внутренних ор-

Химический состав клеточной стенки и цитоплазматической мембраны у двух видов грибов (%)

Клеточная стенка <i>Mucor rouxii</i>			Плазмалемма <i>Candida albicans</i>		
компоненты	дрожжевые клетки	гифы мицелия	компоненты	дрожжевые клетки	гифы мицелия
Хитин	8,4	9,4	Белок	50,0	40,0
Хитозан	27,9	32,7	Липиды	41,0	31,0
Манноза	8,9	1,6	Углеводы	9,0	25,0

ганов (глубокие микозы), а в мицелиальной форме живет в почве и питается растительными остатками.

2. Состоянием ядер в клетке. Базидиальные грибы из порядка Ustilaginales (головневые; см. рис. 70) и сумчатые из порядка Taphrinales (см. рис. 58, 3) образуют в зараженных тканях высших растений хорошо развитый мицелий, клетки которого содержат по два ядра (дикарионы). Такой мицелий не может расти на искусственных питательных средах, он — облигатный (обязательный) паразит. Но одноядерные споры этих грибов (аскоспоры тафриновых и базидиоспоры головневых) размножаются почкованием, образуют дрожжеподобные колонии на искусственной среде и не способны заражать растения.

3. Газовым составом среды. Некоторые зигомицеты из рода *Mucor* в аэробных условиях существуют в мицелиальной форме, а в анаэробных — в дрожжевой.

Мицелиально-дрожжевой диморфизм обусловлен кардинальной перестройкой морфологии, физиологии и метаболизма грибов. При переходе к дрожжеподобному росту изменяются физиология важнейших энергетических процессов (дыхание заменяется на брожение); образ жизни (паразитический или сапротрофный); химический состав клеточной стенки (глюканы заменяются на маннаны) и цитоплазматической мембраны (содержание входящих в нее углеводов падает, а белка и липидов — увеличивается) (табл. 16).

14.3. ВИДОИЗМЕНЕНИЯ МИЦЕЛИЯ

Проводящие и поддерживающие структуры. Мицелий многих дереворазрушающих грибов может распространяться по сосудам древесины на расстояние нескольких метров. Сохранить единство особи на таком протяжении с помощью гиф толщиной несколько микрон невозможно. Поэтому отдельные парал-

лельно идущие гифы этих грибов срастаются боковыми стенками, образуя толстые, видимые невооруженным глазом тяжи, или шнуры; у многих дереворазрушающих грибов гифы, плотно переплетаясь, образуют мицелиальные пленки в древесине. У осеннего опенка оболочка наружных тяжей утолщена и окрашена в темный цвет вследствие отложения меланина, увеличивающего их прочность. Жесткие, похожие на проволоку тяжи опенка называют *ризоморфами*.

Покоящиеся структуры. Многие грибы переносят неблагоприятные условия в форме *хламидоспор* — обособившихся от мицелия клеток или групп клеток, покрытых утолщенными, часто меланизированными оболочками. У одних грибов хламидоспоры формируются на выростах мицелия, у других — в хламидоспоре может превратиться любая вегетативная клетка. Ино-

да практически весь мицелий распадается на хламидоспоры (головневые грибы).

У некоторых грибов покоящиеся стадии представлены зиготами, покрытыми толстой, часто меланизированной, оболочкой. Таковы зигоспоры зигомизетов (рис. 50).

Широко распространено изменение мицелля — *склероций*, представляющий собой плотное сплетение гиф. По своему строению склероции могут быть двух типов:

1. Все его клетки одинаковые; при его образовании отдельные клетки мицелия округляются и усиленно делятся или почкуются, формируя плотный комок. В каждой клетке откладываются питательные вещества и меланин в оболочке. Такие склеротии часто называ-

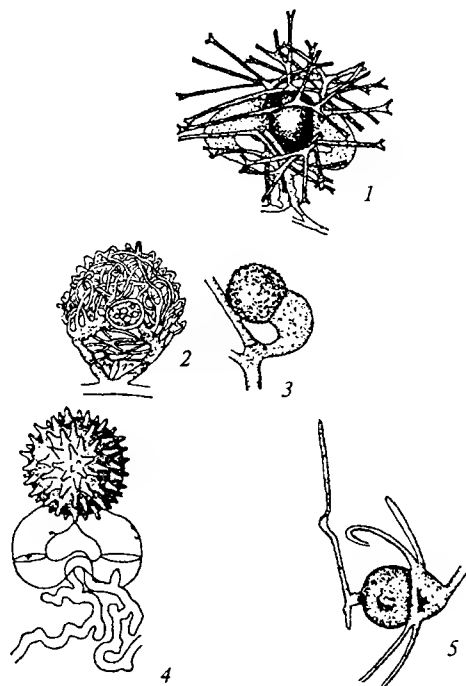


Рис. 50. Зигоспоры муконовых грибов:

1 — *Phycomyces* (зигота защищена вырастами копулирующих отростков гиф); 2 — *Mortierella* (зигота защищена оберткой из гиф); 3 — *Zygorrhynchus*; 4 — *Piptocephalis* (зигота защищена шиповидными вырастами оболочкой; 5 — *Absidia* (выросты только на одной из копулирующих гиф)

ют псевдосклероциями или микросклероциями (у грибов из родов *Verticillium*, *Rhizoctonia*).

2. На его поперечном срезе отчетливо наблюдаются два слоя: наружный, или коровой, образованный плотно примыкающими друг к другу изодиаметрическими клетками с толстыми оболочками, пропитанными меланином, и более рыхлая внутренняя сердцевина, состоящая из вытянутых запасующих клеток с тонкими оболочками и многочисленными каплями жира (у сумчатых грибов *Sclerotinia*, *Claviceps* и др.) (рис. 51). У некоторых грибов в образовании склероция может принимать участие и ткань растения-хозяина, пронизанная мицелием. Так, зараженные возбудителем плодовой гнили *Monilia fructigena* яблоки чернеют и мумифицируются, превращаясь в склероций.

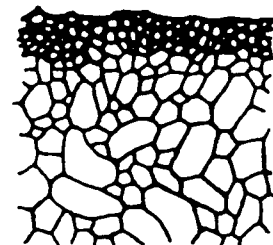


Рис. 51. Разрез склероция

Размеры склеротриев разных грибов могут колебаться от долей миллиметров до нескольких сантиметров.

Инфекционные структуры. Грибы — паразиты растений внедряются в ткани хозяина через какие-либо отверстия (ранки, устьица) или же через кутикулу и наружную стенку эпидермиса. Преодоление твердых покровов растения осуществляется как химическим путем — выделением ферментов, разрушающих кутикулу и полисахариды оболочки растения, так и механическим — давлением гифы на поверхность. Чтобы развить необходимое тургорное давление, на конце растущей по поверхности листа гифы образуется утолщение — *аппрессорий*, который плотно, точно подошва, прижимается к субстрату и выполняет опорные функции (рис. 52). У многих грибов стенка аппрессория меланизирована, кроме участка, прижатого к поверхности растения, который имеет двухслойную немеланизованную оболочку. Меланин играет роль молекулярной ловушки, так как пропускает внутрь клетки воду, не выпускает из клетки растворенные химические вещества, вследствие чего в аппрессории развивается высокое тургорное давление. Наружная немелани-

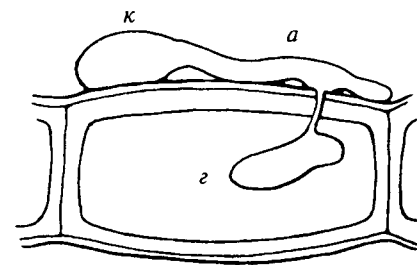


Рис. 52. Инфекционные структуры грибов — паразитов растений:

к — конидия; а — апрессорий; г — гаусторий в растительной клетке

низированная стенка разрывается, а из внутренней — под влиянием сильного тургорного давления растет вертикально вниз тонкая инфекционная гифа, разрывающая растительные покровы. После этого у многих грибов *инфекционная гифа* входит в контакт с мембраной клетки хозяина — плазмалеммой, но не разрывает ее, а впячивает. Образуется вырост гифы — *гаусторий*, который хоть и внедряется в клетку, но остается за пределами ограниченного плазмалеммой протопласта, т.е. *апопластно*. По форме гаустории бывают простые (рис. 52) или разветвленные. У некоторых грибов — зигомикетов входящих в симбиоз с корнями травянистых растений, гаустории древовидно разветвлены (см. рис. 76, внизу) и носят название *арбускул* (деревец).

14.4. ГЕТЕРОКАРИОЗ

В связи с многоядерностью клеток и отсутствием препятствий на пути миграции ядер у грибов широкое развитие получило уникальное явление — *гетерокариоз*, т.е. ассоциация двух или более генетически различных ядер в одной клетке. Его обнаружил в 1932 г. американский миколог Х. Ханзен, который установил, что в выделенных на питательные среды колониях грибов возникали сектора, отличающиеся окраской, скоростью роста и морфологией. Ханзен предположил, что первоначально в клетках было по несколько ядер, сочетание которых придавало определенную форму колонии. Затем по мере роста в некоторых частях колонии клетки теряли отдельные ядра, появлялись группы клеток, имеющих только один тип ядра, и образовывался сектор.

Гетерокариоз может возникать вследствие нескольких событий. Предположим, что грибная спора содержит одно ядро. Значит ядра в выросшем из этой споры мицелии будут митотическими потомками исходного ядра споры и, следовательно, генетически однородными, а мицелий — *гомокариотным*. В каком-то ядре мицелия возможно возникновение мутации. После серии митозов мутантный аллель будет передан всему потомству этого ядра, а так как ядра вследствие цитоплазматического тока мигрируют из клетки в клетку, возникает смесь ядер первоначальных и мутантных, т.е. состояние гетерокариоза. Таким образом, одна из причин гетерокариоза — мутация ядер в исходно гомокариотном мицелии. Другая причина — слияние, или *анастомозы*, гиф разных штаммов. Оболочки отдельных клеток мицелия при соприкосновении растворяются, а содержимое их сливается. При этом происходит обмен ядрами и образование

гетерокариоза. Анастомозы широко распространены у грибов (рис. 53).

Гетерокариоз играет большую роль в жизни грибов. Большинство видов имеют гаплоидные ядра, вследствие чего все гены, как доминантные, так и рецессивные, подвергаются отбору (рецессивные гены не маскируются доминантными аллелями, как это происходит у диплоидных организмов). Если в гетерокариотной клетке имеются ядра с доминантными и рецессивными аллелями какого-либо гена, то будет проявляться доминантный фенотип, а рецессивный аллель окажется скрытым. Таким образом, гетерокариоз, как и диплоидность, способствует сохранению скрытой вариативности. Но гетерокариоз — это даже лучше, чем диплоидность, по следующим причинам:

1. Выщепление гомозигот по рецессивному гену может произойти вследствие полового процесса в потомстве диплоидных гетерозиготных родителей или рецессивной мутации доминантного аллеля. У гетерокариотов к этому добавляется возникновение гомокариотичных клеток с ядрами, имеющими рецессивный аллель, при вегетативном росте мицелия.

2. Соотношение доминантного и рецессивного аллеля в диплоидном ядре строго фиксировано (1:1), а в гетерокариотной клетке оно может меняться, в связи с чем меняется и фенотип. Поэтому известный микробиолог Р. Стейнер (1956) определил гетерокариоз как гибкий механизм физиологической адаптации, суть которого заключается в количественных изменениях качественно фиксированного множественного генома.



Рис. 53. Анастомозы гиф возбудителя фитофтороза картофеля *Phytophthora infestans* (фото Т.А. Виштынецкой)

волосков или щетинок перитеции. Пучок сумок у них образуется на дне перитеция. Неравномерно созревающие сумки поочередно поднимаются вверх, высовываются из отверстия перитеция и выстреливают спорами. Многие представители сордариевых грибов (*Sordaria*, *Neurospora*, *Podospora*), благодаря крупным сумкам и спорам, а также удобству культивирования, широко используются в генетических исследованиях.

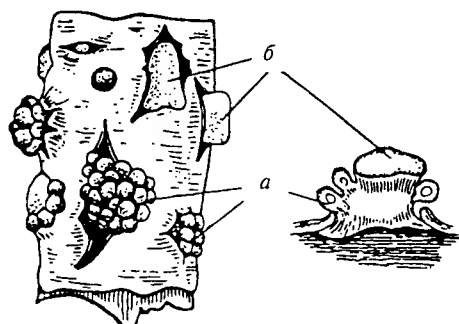


Рис. 62. Стромы *Xylaria*:

а — стромы с перитециями; б — подушечки мицелия

Перитеции грибов из порядка *Xylariales* также имеют темную окраску, но, во-первых, сумки внутри перитециев развиваются не в виде пучка на дне, а более или менее плотным слоем, и, во-вторых, перитеции развиваются не свободно на мицелии, а погружены в темноокрашенные углистые стромы. Многие ксилляриевые грибы развиваются на коре деревьев, где хорошо заметны их черные стромы (рис. 62).

У спорыньевых грибов (порядок *Clavicipitales*) сумки также развиваются в стромах, которые, в отличие от ксилляриевых, мягкие, мясистые, светлоокрашенные. Большинство спорыньевых паразитируют на растениях или насекомых. Наиболее важный представитель — спорынья ржи (*Claviceps purpurea*), поражающая цветки ржи и других злаков. Из пораженных цветков вместо зерен образуется склероций, высовывающийся из колоса в виде темно-фиолетового рожка. После зимовки из склероция вырастают длинные красно-оранжевые ножки с округлыми головками наверху (рис. 63, Б, В). Это — головчатые стромы, периферия которых образована большим числом перитециев, направленных отверстиями наружу. В перитециях формируются вытянутые сумки с 8 нитевидными аскоспорами, которые вылетают из сумок и, попав на цветки ржи, заражают их. В цветках формируются одноклеточные мелкие конидии, при образовании которых выделяется сладкая жидкость (нектар, или медвяная роса). Привлекаемые нектаром насекомые разносят на своем теле конидии, осуществляя вторичные заражения злаков. К осени из сплетения гиф формируется склероций. Склероции спорыньи содержат токсичные для теплокровных животных и человека алкалоиды, поэтому, попав в муку или корм, они становятся

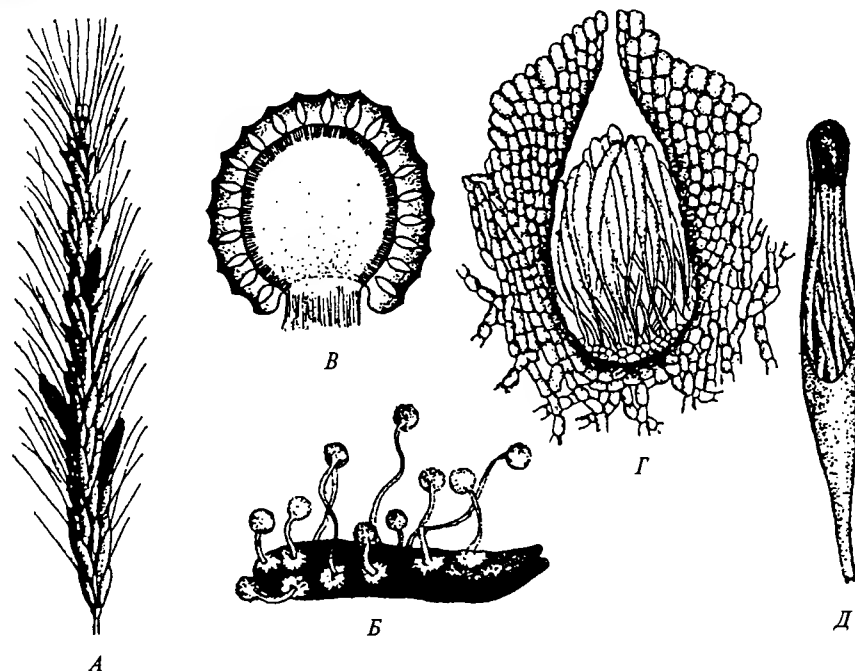


Рис. 63. Спорынья (*Claviceps purpurea*):

А — колос ржи со склероциями; Б — головчатые стромы, выросшие на склероции; В — разрез стромы (по периферии расположены многочисленные перитеции); Г — перитеций с вытянутыми булабовидными сумками; Д — сумка с восемью нитевидными спорами

причинами тяжелых заболеваний людей и сельскохозяйственных животных, часто со смертельным исходом.

Наконец, группа **дискомицетов** объединяет грибы с открытыми плодовыми телами — **апотециями**, имеющими вид блюдца или бокалов. “Дно” апотеция образовано слоем цилиндрических сумок и парафиз и носит название **гимениального слоя**, или **гимения** (рис. 60, 3). При созревании сумки приподнимаются над гимением вследствие увеличения внутреннего давления и активно выстреливают спорами, так что над апотецием может образоваться споровое облачко, заметное невооруженным глазом. Поскольку гимениальный слой всегда обращен сумками вверх, споры взлетают вертикально и подхватываются воздушными токами (рис. 64).

Среди дискомицетов встречаются грибы, паразитирующие на растениях (порядки **Leotiales** и **Phacidiales**), например, возбудитель белой гнили *Sclerotinia sclerotiorum*. Его белый с черными горошинками — склероциями ватообразный мицелий развивает-

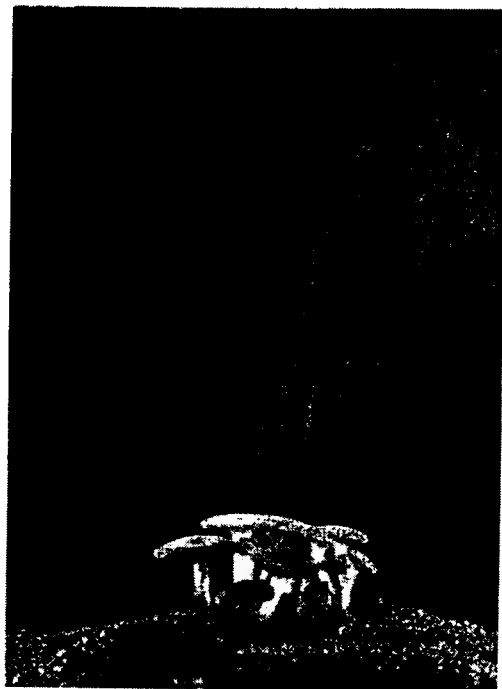


Рис. 64. Споровое облачко, образованное в результате активного освобождения спор сумками на апотециях возбудителя белой гнили *Sclerotinia sclerotiorum*

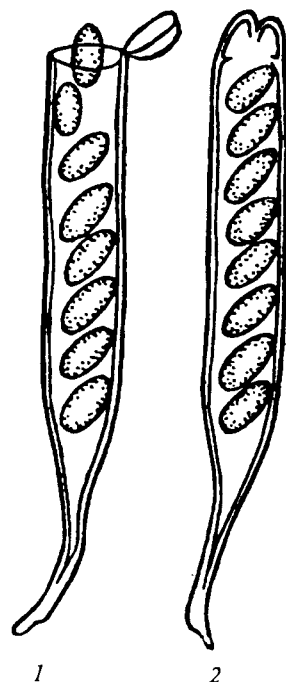


Рис. 65. Оперкулятная (1) и иноперкулятная (2) сумки

ся на пораженных корнеплодах моркови и других растений. На склероциях вырастают апотеции на ножках с сумками, вершины которых при созревании раскалываются вертикальной щелью (*иноперкулятные сумки*, рис. 65, 2), и аскоспоры выстреливают вертикально вверх. Однако преобладающее число видов дискомицетов (порядок **Pezizales**) развиваются как сапротрофы на почве, мертвой древесине и навозе травоядных животных. Их серые, светло- или темно-коричневые, красные апотеции часто достигают крупных размеров, а созревшие сумки раскалываются продольной кольцевой щелью, вследствие чего вершина сумки открывается крышечкой, или оперкулюмом (*оперкулятные сумки*, рис. 65, 1).

Эволюция плодовых тел плодосумчатых грибов проходила в трех направлениях: усиление защиты сумок от повреждений, улучшение возможностей для разлета спор и увеличение продуктивности спор. Первый путь привел к появлению стром, в которые погружены перитеции многих сумчатых грибов. Второй —

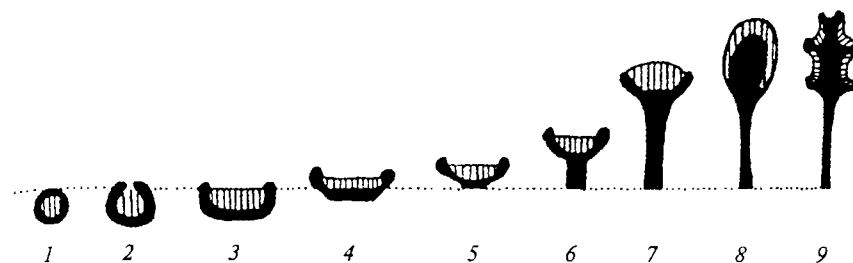


Рис. 66. Эволюция плодовых тел аскомицетов:

1 — безустыичное (клеистотециоидное); 2 — устьичное (перитециоидное); 3—9 — апотециоидные (3 — погруженное блюдцевидное; 4 — выдвинутое блюдцевидное; 5 — кубковидное сидячее; 6 — на короткой ножке; 7, 8 — на длинной ножке; 9 — на длинной ножке со стромой). Пунктирная линия — поверхность субстрата

к эволюции плодовых тел от погруженных в субстрат клейстотециев через сидячие перитеции и апотеции к появлению ножек, поднимающих плодовые тела над субстратом (рис. 66). Замена замкнутых плодовых тел открытыми сопровождалась заменой прототуникатных сумок унитуникатными. Третий путь эво-

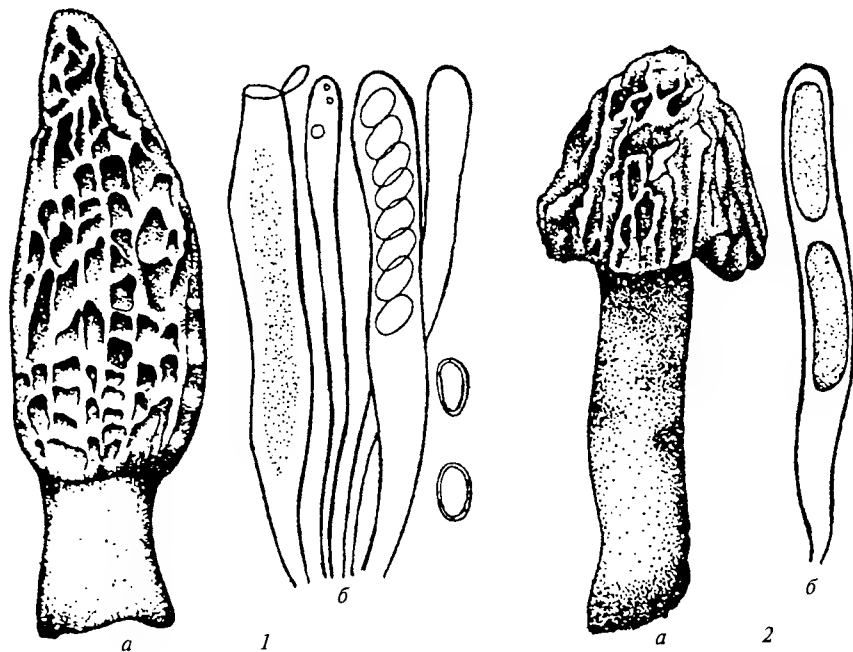


Рис. 67. Сморчки:

1 — *Morchella conica*; 2 — *Verpa bohemica* (a — апотеции; б — сумки со спора-

люции привел к появлению грибов с крупными апотециями, в гимениях которых формируются сотни тысяч сумок со спорами. Вершина эволюции — плодовые тела сморчковых грибов, относящихся к порядку пецицевых. Их апотеций имеет длинную ножку и вывернутый наружу диск, образующий шляпку. Многочисленные складки гимения увеличивают его несущую поверхность и, следовательно, продуктивность (рис. 67).

Полостносумчатые грибы (подкласс *Loculoascomycetidae*) отличаются тем, что сумки формируются не в плодовых телах, а непосредственно в сплетении гиф — *строме*, причем пучки созревающих сумок раздвигают гифы стромы, образуя полости, или *локулы*, напоминающие по форме внутренности перитециев, но не имеющие собственной стенки (рис. 68). Сумки локулоаскомицетов имеют двухслойную оболочку (*битуникатные*), и из них происходит активное разбрасывание спор. При созревании сумки наружный слой оболочки лопается, а внутренний под действием тургорного давления растягивается и разрывается. Большинство локулоаскомицетов развиваются на живых и мертвых листьях как паразиты или сапротрофы. Таковы, например, возбудители парши яблони и груши из рода *Venturia*, белых пятнистостей листьев земляники, томатов и других растений из рода *Mycosphaerella* и др.

Как видно, система аскомицетов (деление на подклассы, порядки и т.д.) основана на морфологии сумчатой стадии (наличие и строение плодовых тел, стромы, строения сумок). Но,

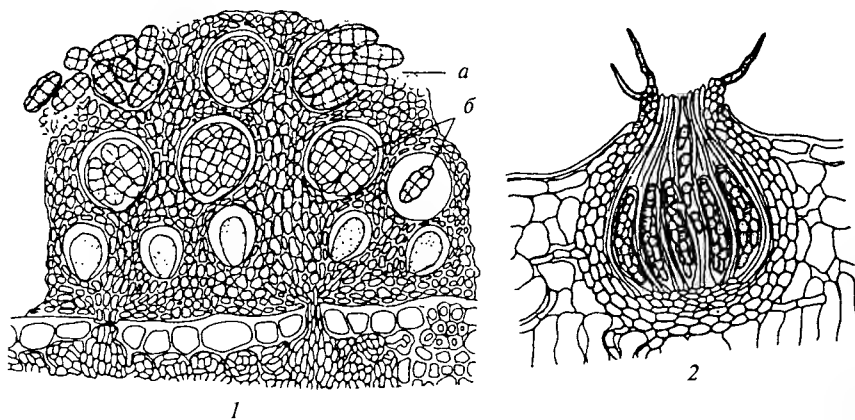


Рис. 68. Локулоаскомицеты:

1 — разрез через аскокарп *Cookella microsporica*: многоклеточные аскоспоры (а, б) находятся в полостях и освобождаются после разрушения поверхности аскокарпа; 2 — аскострома (ложный перитеций) возбудителя парши яблони *Venturia inaequalis*

как и у водорослей, у грибов возможна параллельная морфологическая эволюция в разных по происхождению группах. Об этом свидетельствуют сравнительные исследования геномов грибов, которые показали следующее:

1) тафриновые грибы наиболее обособлены от остальных и должны быть выделены в отдельную группу архаичных аскомицетов (*Archaeascomycetidae*);

2) обособлены также группы дрожжеподобных и мицелиальных голосумчатых грибов (подкласс *Hemiascomycetidae*) и плектомицетов, также заслуживающих выделения в отдельные подклассы;

3) пиреномицеты, дискомицеты (иногда объединяемые в группу гименоаскомицетов, ибо сумки и парафизы располагаются на дне плодового тела пучком — гимением) и локулоаскомицеты образуют общую группу, деление на подгруппы внутри которой не совпадает с классификацией по морфологическим признакам. Например, грибы с битуникатными сумками (локулоаскомицеты) располагаются среди грибов с этуникатными; дискомицеты с оперкулятными сумками оказались ближе к пиреномицетам, чем к дискомицетам с иноперкулятными сумками.

16.3.4. Класс Basidiomycetes

У базидиальных грибов наблюдается дальнейшая эволюция полового процесса. Во-первых, происходит его морфологическое упрощение, потеря половых структур — оогониев, антеридиев, гаметангиев — и замена их простым слиянием ядер в неспециализированных вегетативных клетках — *соматогамией*. Во-вторых, — дальнейшее временное и пространственное разделение плазмы и кариогамии, расширение роли дикариона в жизненном цикле. Длительное состояние дикариона, бывшее у аскомицетов исключением (тафриновые грибы), у базидиомицетов становится правилом. Гаплоидный мицелий у них слабо развит, недолговечен и носит название *промицелия*. После слияния двух промицелиев, различающихся аллелями совместимости, возникает первичная двухъядерная клетка, дающая начало мощному, часто многолетнему дикариотичному мицелию. Непосредственная миграция ядер из апикулярной двуядерной клетки в субапикулярные невозможна из-за наличия парентосом, закрывающих долипоровые септы (см. 14.1), поэтому, как и у сумчатых грибов, миграция осуществляется обходным путем через боковые выросты — крючки, называемые здесь пряжками. В дикариотичном мицелии базидиальных грибов клетки имеют хорошо заметные пряжки (рис. 69, 1). Кариогамия и мейоз осуществля-

ются не в верхушке аскогенной гифы, как у аскомицетов, а в специальных клетках — *базидиях*, формирующихся на дикариотичном мицелии. На поверхности базидии образуются четыре выроста — *стеригмы*, в которые мигрирует тетрада гаплоидных ядер, возникших после мейоза. Кончик стеригмы, содержащий ядро, утолщается и отделяется перегородкой, превращаясь в мейоспору — базидиоспору.

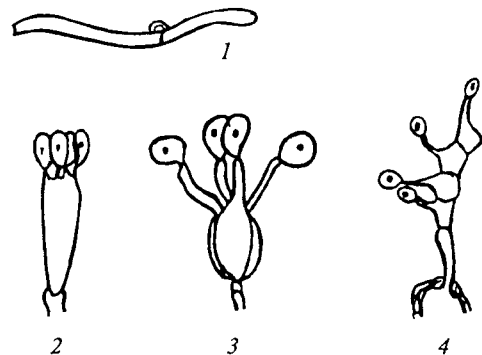


Рис. 69. Мицелий с пружками (1) и базидии (2—4) базидиальных грибов (2 — холобазидия; 3 — гетеробазидия; 4 — фрагмобазидия)

(фрагмобазидии, рис. 69, 4). И те и другие могут быть однородными по строению (*голубазидии*) или состоять из двух частей (*гетеробазидии*): нижней, расширенной — *гипобазидии* и верхней, несущей стеригмы — *эпибазидии* (рис. 69, 3). По строению базидий базидиомицеты разделяют на три подкласса.

К подклассу **телиобазидиомицетов** (*Teliobasidiomycetidae*) относят паразитические грибы (головневые, ржавчинные), у которых фрагмобазидия (реже холобазидия) вырастает из покоящейся дикариотичной клетки — телиоспоры. Формирующиеся на базидии гаплоидные базидиоспоры **головневых** грибов (порядок **Ustilaginales**) не могут заражать растения, но способны размножаться на мертвом субстрате почкованием. Они попарно копулируют, еще находясь на базидии или сразу после отделения от нее. После копуляции образуется первичная дикариотичная клетка, способная внедряться в ткань растения-хозяина и формировать в нем паразитический мицелий (мицелиально-дрожжевой диморфизм). В первый период развития внутри растения гриб не только не вызывает видимых симптомов болезни, но даже стимулирует вегетативный рост, выделяя в зараженные ткани

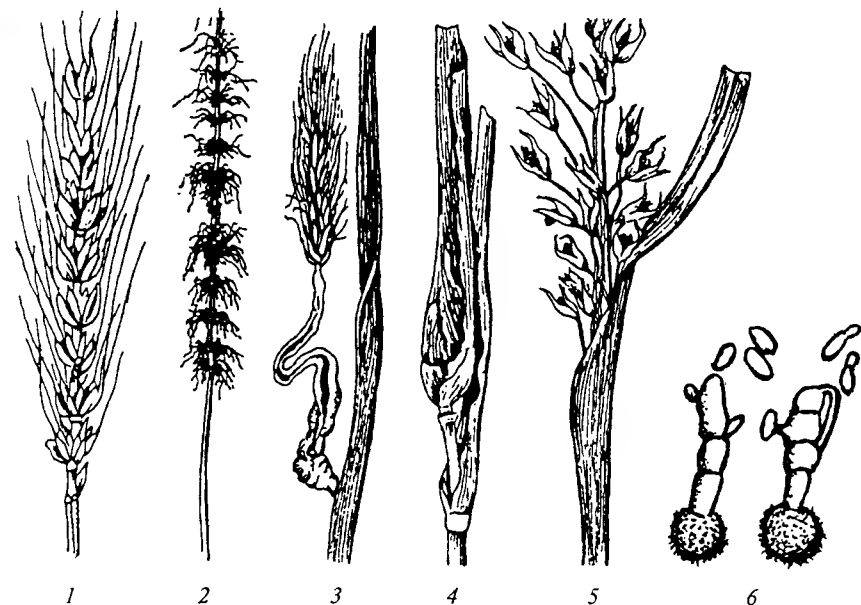


Рис. 70. Головневые грибы:

1—5 — типы поражения злаков; 6 — телиобазидии с копулирующими клетками фрагмобазидии и почкующимися базидиоспорами

биологически активные вещества — фитогормоны. После периода питания мицелий распадается на отдельные двухъядерные клетки, покрытые прочными оболочками, — телиоспоры, которые освобождаются через разрывы пораженной ткани хозяина (рис. 70). Большинство головневых грибов образуют споры в генеративных органах — цветках, вызывая тем самым половую стерилизацию растений.

Базидиоспоры **ржавчинных** грибов (порядок **Uredinales**) формируются на телиоспорах весной и могут заражать восприимчивые виды растений, называемые *промежуточными*, или *весенними*, хозяевами. В зараженных тканях образуются сплетения гиф — *пикниды* или *спермогонии*, продуцирующие мелкие одноядерные споры. Эти споры не могут заражать растения (не инфекционны), но выполняют роль гамет (сперматиев) и при попадании в другой спермогоний прорастают в нем, сливаются с гифой спермогония и образуют первичную дикариотичную клетку. Слияние возможно лишь в том случае, если оба спермогония (из которого сформировался сперматий и в который он попал) имеют разные аллели локуса спаривания (“плюс” и “минус”). Из дикариотичной клетки разрастается дикариотич-

ный мицелий, прорастающий через толщу листа и формирующий на его нижней стороне первичные двухъядерные эциоспоры. Эти споры не могут заражать растение, на котором они сформировались, — первичного хозяина, но, попадая на другой вид восприимчивого растения (летний, или основной, хозяин), заражают его, развивая летнее (уредино) спороношение. Урединиоспоры легко отделяются от ножек, поднимаются воздушными токами и переносятся на большие расстояния, обеспечивая расселение паразита. Осенью, когда питательный субстрат (ткани растения) засыхает, вместо урединиоспор формируется осеннее (телио) спороношение, представленное толстостенными, плотно прикрепленными к ножкам, часто меланизированными телиоспорами, которые зимуют (рис. 71). Таким образом, смена гаплоидной стадии на дикариотичную у ржавчинных грибов сопровождается изменением специализации к растениям-хозяевам и форм спороношения, а у головневых еще более кардинальными физиологическими изменениями — переходом от дрожжеподобного роста и сапротрофного питания к мицелиальному росту и паразитическому питанию. Монокариотичная стадия у головневых грибов ограничена лишь почкующимися базидиоспорами, а у ржавчинных — еще и спермогониями со спермациями. Между плазмогамией (слиянием базидиоспор головневых или ростка спермация с спермогонием ржавчинных) и кариогамией (слиянием ядер в базидии) проходит примерно год существования дикариотичной фазы, в течение которой формируются различные типы спороношений.

Описанный жизненный цикл, требующий смены растений-хозяев, характерен для **разнохозяинных** ржавчинных грибов (стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis*, развивающейся на барбарисе и злаках, столбчатой ржавчины смородины *Cronartium ribicola*, поражающей смородину и сосну и др.). Многие ржавчинные грибы все типы спороношений формируют на одном хозяине (ржавчины льна *Melampsora lini*, подсолнечника *Puccinia helianthii* и др.). Кроме того, у ряда видов в жизненном цикле отсутствуют некоторые типы спороношения. Например, ржавчина сныти (*Puccinia aegopodii*) на верхней стороне листьев формирует спермогонии со спермациями, а на нижней — зимующие телиоспоры, вследствие чего жизненный цикл прерывается до весны следующего года.

Подкласс гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae) включает грибы, имеющие гетеробазидии, которые формируются на кожистых или студенистых (у дрожжалковых грибов) плодовых телах, обычно развивающихся на мертвой древесине. Их гаплоидные базидиоспоры могут длительное время размножаться почкованием. Если почкующиеся клетки, имеющие разные аллели

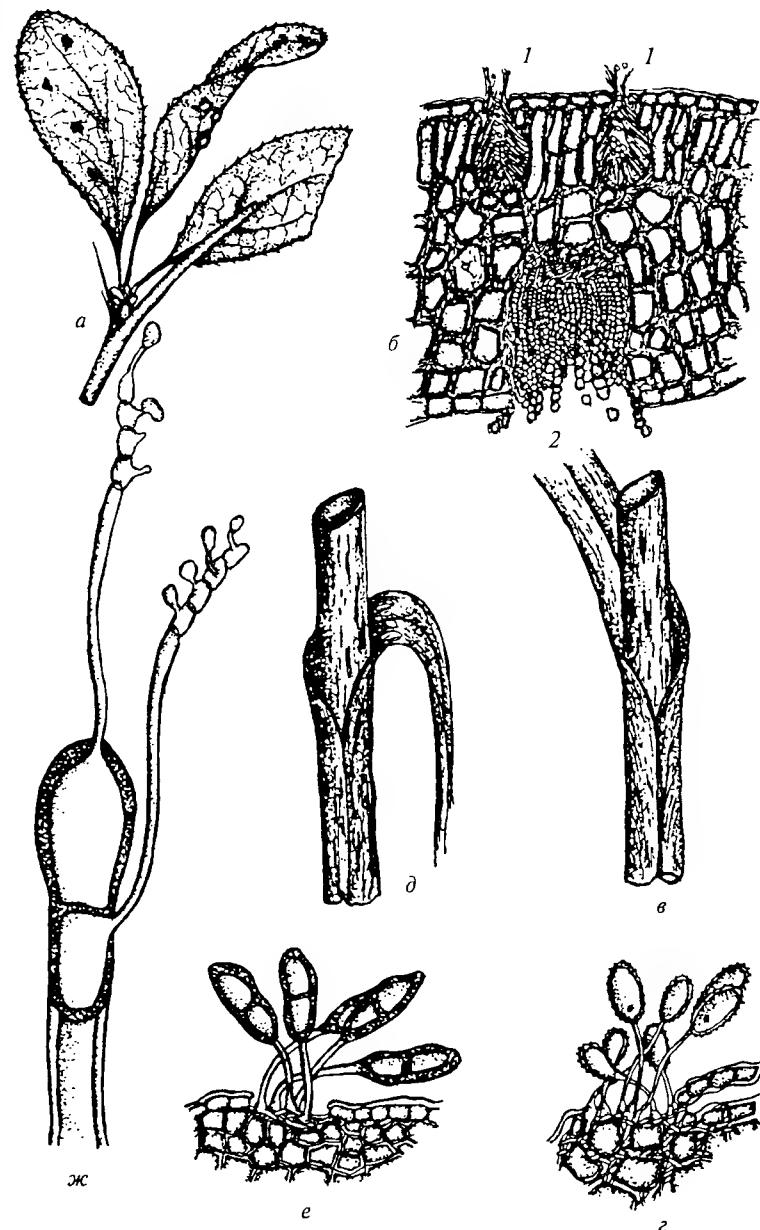


Рис. 71. *Puccinia graminis*:

a — пораженные листья барбариса (внешний вид); *б* — разрез через лист барбариса со спермогониями (1) и эциями (2); *в* — урединостадия на пшенице; *г* — урединиоспоры; *д* — телиостадия на пшенице; *е* — телиоспоры; *ж* — прорастание клеток телиоспоры и формирование фрагмобазидий

локусов спаривания, оказываются близко друг от друга, то под влиянием половых феромонов они попарно сливаются, формируя двухъядерные клетки. Эти клетки образуют дикариотичный мицелий (мицелиально-дрожжевой диморфизм), на котором вырастают студенистые плодовые тела.

Наиболее богат видами **подкласс холобазидиомицетов (Hobasidiomycetidae)**, имеющий холобазидии. У некоторые видов базидии развиваются непосредственно на мицелии, паразитирующем на листьях растений (экзобазидиозы брусники, чая и др.). Большинство формируют плодовые тела различного строения. У грибов из группы **гименомицетов** базидии располагаются на поверхности плодовых тел, покрывая сплошным слоем сплетение гиф — *гименофор*. Грибы **гастеромицеты** имеют замкнутые плодовые тела; базидии формируются внутри, и споры освобождаются после разрыва оболочки плодового тела. В отличие от головневых и ржавчинных грибов большинство холобазидиомицетов — сапротрофы и развиваются на мертвой древесине (трутовые грибы) или в почве. Некоторые трутовики могут поражать и живые деревья, вызывая их гниение.

Таким образом, основные различия между сумчатыми и базидиальными грибами заключаются в следующем:

1. У аскомицетов стадия дикариона в основном кратковременная и представлена аскогенными гифами, а вегетативный мицелий и плодовые тела состоят из гаплоидных гомокариотичных клеток; у базидиомицетов стадия дикариона основная в жизненном цикле, представлена вегетативным мицелием и плодовыми телами.

2. У аскомицетов образование крючка предшествует кариогамии и формированию сумок; у базидиомицетов крючки (пряжки) возникают у основания вегетативных клеток и способствуют лишь миграции ядер.

3. У аскомицетов мейоспоры формируются эндогенно в сумках в числе 8 (реже 4); у базидиомицетов они появляются экзогенно на базидиях в числе 4 (реже 2).

4. В плодовых телах аскомицетов гимений всегда обращен сумками вверх, что облегчает распространение активно выбрасываемых спор. У базидиальных грибов плодовые тела ориентированы гименофором вниз, ибо узкий канал стеригмы, отделяющий спору от базидии, не позволяет тургорному давлению внутри базидии далеко отбрасывать спору, которая после отделения пассивно опускается под действием силы тяжести.

Если совершенствование бесполого размножения микромицетов создало тенденции к потере полового процесса, рассмотренные выше (см. 15.4), то совершенствование полового процесса — к потере бесполого размножения. Такое направление

эволюции характерно для грибов-*макромицетов*, имеющих крупные сложно устроенные плодовые тела, из классов сумчатых (пещицы, сморчки) и базидиальных (трутовики, шляпочные грибы и др.). У этих грибов эволюция пошла в сторону усложнения плодового тела, увеличения продуктивности мейоспор (аско-, базидиоспор) и способов их распространения. Мы наблюдали уже эту тенденцию при рассмотрении эволюции дискомицетов. Особенно наглядно она прослеживается у высших базидиальных грибов — гименомицетов и гастеромицетов. Здесь мы имеем, с одной стороны, сложный генетический контроль типов спаривания (см. 16.1), вследствие чего увеличивается вероятность перекрестного неродственного скрещивания, т.е. отдельные особи, популяции и вид в целом интегрируются в единую систему, подобно высшим организмам. С другой стороны, высокого разнообразия и совершенства достигает плодовое тело. В группе гименомицетов базидии располагаются чаще всего с нижней стороны плодового тела на гименофоре, который получил в разных порядках и семействах гименомицетов чрезвычайно большое разнообразие: он может быть гладким (у рогатиковых грибов), в виде шипиков (у ежевиковых), пластинок и трубочек (у агариковых) (рис. 72). Подобное строение позволяет увеличить поверхность спороносного слоя и тем самым продуктивность плодового тела. Так как мицелий трутовых грибов распространяется по всему пораженному дереву, их плодовые тела часто формируются на большой высоте, поэтому они у большинства видов сидячие: или многолетние, толстые, копытовидные деревянистой консистенции, или однолетние более тонкие, кожистые. У большинства агариковых грибов мицелий развивается в почве, поэтому их плодовые тела имеют шляпку, с нижней стороны которой расположен гименофор с базидиями и базидиоспорами, и ножку, поднимающую шляпку над поверхностью почвы. Эволюция формы плодового тела гименомицетов показана на рис. 73.

Еще более изощренно устроены плодовые тела гастеромицетов. Здесь имеются две тенденции.

1. Увеличение продуктивности. В порядке **Lycoperdales (дождевиковые)** плодовые тела покрыты двухслойной оболочкой (*перидием*) и содержат внутри камеры плодородной ткани (*глембы*), сплошь покрытые базидиями. Камеры отделяются друг от друга стерильным мицелием (*трамой*). При созревании вся внутренняя ткань разрушается и остаются базидиоспоры; сохраняются лишь отдельные нити трамы, образующие *капиллиций*, который разрыхляет споровую массу и способствует выбрасыванию спор. Споровое облачко освобождается через разрывы перидия. Известны дождевики, формирующие огромные плодовые

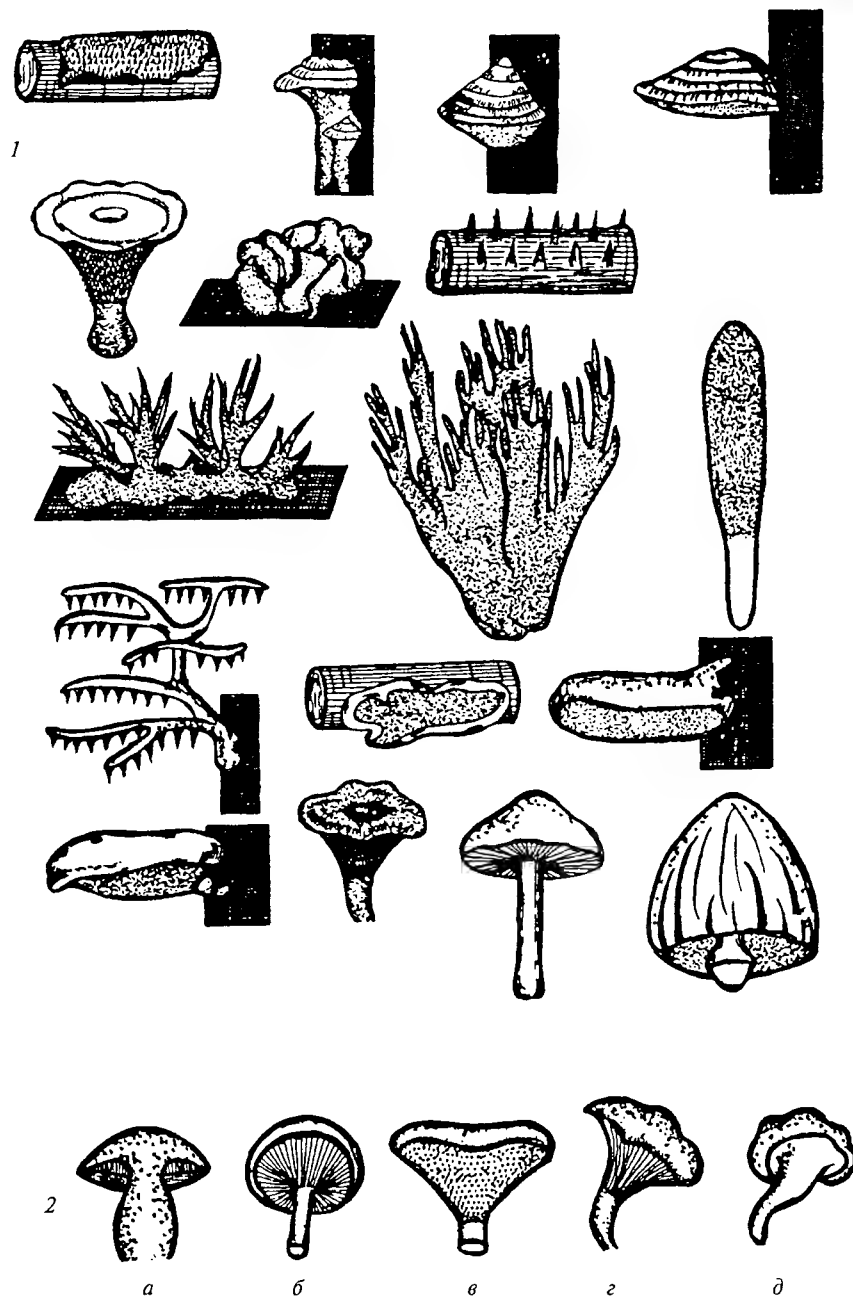


Рис. 72. Типы плодовых тел (1) и гименофоров (2) гименомицетов:
а — трубчатый гименофор; б — пластинчатый; в — шиповидный; г — складчатый; д — гладкий

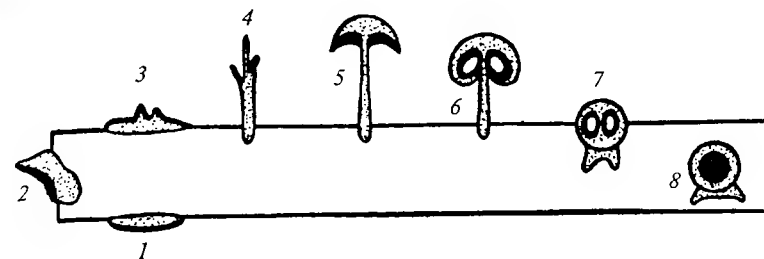


Рис. 73. Эволюция плодовых тел холобазидиомицетов (из Э. Мюллер, В. Леф-
флер, 1995):

1 — кортициоидный тип (в виде корочки); 2 — стереоидный (консолевид-
ный); 3 — одонтоидный (с короткими выростами); 4 — клавариоидный
(коралловидный); 5 — агарикиоидный (шляпка на ножке); 6 — секотиоидный
(с закрытым гименофором); 7—8 — гастроидный (округлый с эндогенными
базидиоспорами)

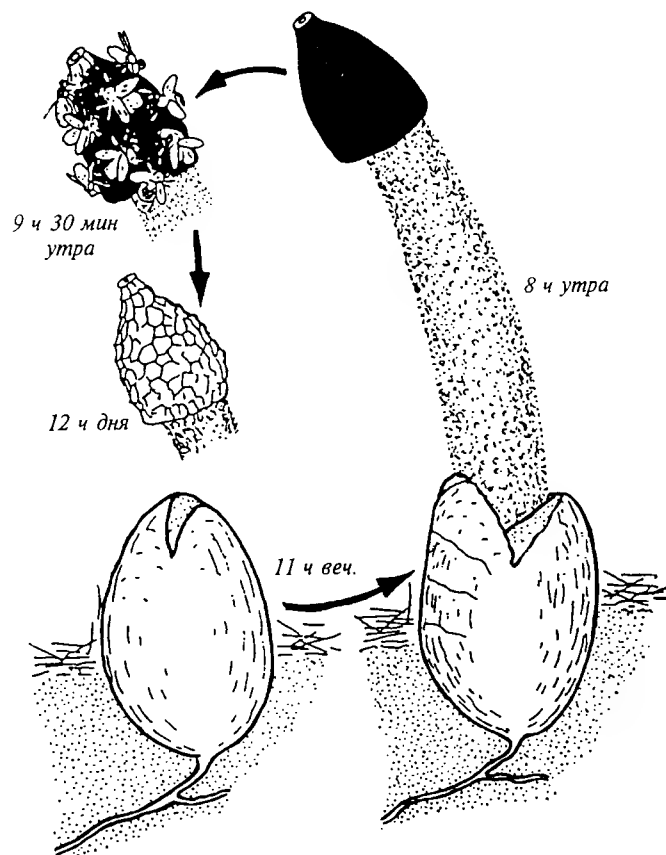


Рис. 74. Развитие плодового тела *Phallus* (Инголд, 1957)

тела, в которых образуется астрономическое число базидиоспор (до 7,5 трлн).

2. Совершенствование способов распространения спор. У грибов из порядка **Phallales (веселковые)** незрелое плодовое тело имеет вид крупного яйца, прикрепленного к субстрату пучком гиф. Внутри него под двухслойным перидием располагаются два типа ткани: бесплодная ткань — *рецептакул* и спороносная слизистая — *глеба*. Созревание сопровождается разрывом перидия верхней части “яйца” и быстрым (до 5 мм/мин) вертикальным ростом рецептакула, несущего на поверхности шляпку — глебу (рис. 74). Глеба издает острый, далеко распространяющийся запах падали, привлекающий мясных мух, которые переносят на своих телах базидиоспоры. Это пиршество продолжается недолго через несколько часов плодовое тело расплывается и от него остается мокрый, дурно пахнущий комочек.

Как и в случае с сумчатыми грибами, применение методов анализа ДНК к систематике базидиомицетов привело к существенной коррекции их классификации, основанной на морфологических признаках. По данным геносистематики выделены также три подкласса, но с иными границами: *Urediniomycetidae* (ржавчинные), *Ustilagomycetidae* (головневые) и *Hymenomycetidae* (гименомицеты). В последнюю группу входят представители морфологических подклассов холобазидиомицетов и гетербазидиомицетов.

ГЛАВА 17. ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ

17.1. ТИПЫ ПИТАНИЯ ГРИБОВ

Осмотрофный способ питания ставит грибы в совершенно определенный разряд организмов в пищевой цепи превращения веществ и энергии. Наряду с бактериями, грибы — редуценты, разлагающие сложные органические вещества до более простых. По способу питания они делятся на *сапротрофов*, т.е. мертвеедов, которые усваивают сложные органические соединения из мертвых субстратов, и *паразитов*, поглощающих питательные вещества из живых организмов. И сапротрофы, и паразиты питаются в основном растительными тканями. Связь грибов с растениями, по-видимому, сложилась очень давно, вероятно, на ранних этапах их эволюции. Самые примитивные грибы — хитридомицеты и оомицеты паразитируют на самых примитивных растениях — водорослях. Некоторые микологи считают, что грибы появились на суше под покровом вышедших на сушу растений, как их паразиты и симбионты. Почти нет грибов, живу-

щих в симбиозе с животными, но огромное число видов грибов находится в симбиотических связях с растениями. Ферментативный аппарат грибов — гидролитические ферменты, которые выделяются в окружающую среду и обеспечивают первичное разложение пищевого субстрата, — настроен на разложение углеводов — строительного материала и запасных веществ растений. Поэтому не только паразитические грибы избрали объектами своего нападения в основном растения, но и сапротрофные грибы питаются погибшими растениями, оставляя трупы животных бактериям. Большая группа грибов (*копрофилы*) питается навозом животных, но опять-таки травоядных, содержащим непереваренные растительные остатки. Почти исключительно грибы участвуют в разложении мертвой древесины. Наличие набора ферментов, разрушающих основные растительные полимеры — целлюлозу и лигнин, в форме которых запасена большая часть связанного углерода, поставило грибы (особенно дереворазрушающие базидиомицеты) в исключительное положение в пищевой цепи организмов: на грибы приходится утилизация 2/3 связанного углерода. В этом заключается глобальная экологическая роль грибов.

Конечно, не все грибы — “вегетарианцы”. Водные оомицеты часто поражают икру и рыбную молодь, нанося большой вред рыбному хозяйству. В последние годы, по-видимому, из-за загрязнения водоемов, появились сообщения о паразитировании на рыбах несовершенных грибов. Есть виды, питающиеся почвенными беспозвоночными животными (амебами, нематодами). Некоторые из них преобразуют отдельные гифы в ловчие кольца — липкие капканы для нематод, а затем разлагают с помощью выделяемых ферментов содержимое попавшей в капкан жертвы и высасывают его (рис. 75). Большая группа грибов паразитирует на насекомых и клещах, часто вызывая их массовые поражения — эпизоотии. Энто-

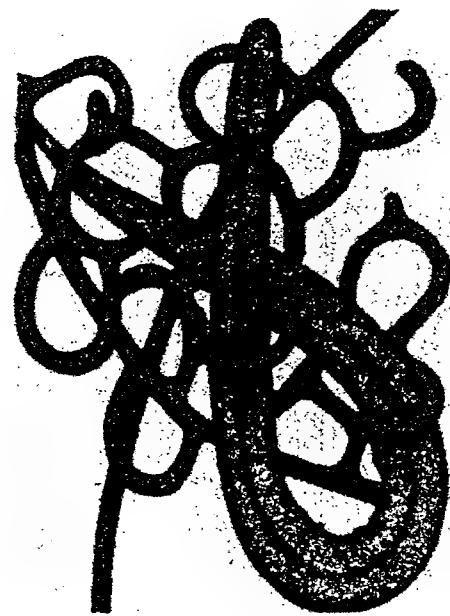
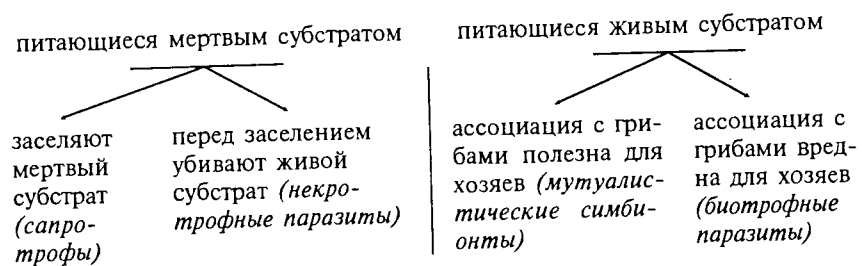


Рис. 75. Захват нематоды ловчими кольцами хищного гриба

мопатогенные грибы встречаются в большинстве классов. Среди зигомицетов и аскомицетов такие грибы выделены в отдельные порядки (соответственно Entomophthorales и Laboulbeniales), объединяющие грибы, сходные по морфологии и образу жизни. Паразиты насекомых объединены также в класс Трихомицеты. Многие грибы (*микофилы*) паразитируют на других грибах — плодовых телах шляпочных грибов, мицелии микромицетов. Наконец, известны грибы, специализированные на питании белком кератином, из которого построены покровы млекопитающих (кожа, волосы, ногти), и вызывающие *дерматомикозы* — лишай, ногтееды и прочие болезни животных и человека. Но среди общей массы грибов эти группы немногочисленны.

По способу питания грибы можно классифицировать следующим образом:



Между перечисленными группами нет резких границ, а существует множество переходов. Многие грибы одну часть жизненного цикла проводят на живых растениях, а другую — на мертвых растительных остатках или в почве как сапротрофы. Например, возбудитель парши яблони локулоаскомицет *Venturia inaequalis* в конидиальной стадии паразитирует летом на листьях и плодах сначала биотрофно, затем — некротрофно и вызывает образование черных пятен, покрытых налетом конидий. После опадания отмерших листьев мицелий гриба продолжает развиваться в них, питаясь сапротрофно; в образующихся сплетениях гиф (строме) формируются сумки со спорами.

Возможны переходы не только между паразитным и сапротрофным питанием, но и между паразитизмом и мутуализмом. Например, базидиомицеты из рода *Armillaria* (осенний опенок) в одних условиях (в ненарушенных человеком биоценозах) вступает в симбиотические отношения с древесными растениями, в других (при сильном антропогенном воздействии, в частности, вытаптывании) — становится разрушительным некротрофным паразитом тех же растений.

По соотношению паразитической и сапротрофной фаз в жизненном цикле грибы разделяют на *облигатных паразитов*

(могут существовать только как паразиты); *факультативных сапротрофов* (существуют в природе как паразиты, но при определенных обстоятельствах могут питаться мертвым субстратом); *факультативных паразитов* (обычно питаются сапротрофно, но могут поражать и живые ослабленные растения); *облигатных сапротрофов* (не обладают способностью к паразитированию). Представители каждой из перечисленных групп встречаются почти во всех классах грибов. Например, облигатные паразиты отмечаются среди миксомицетов (возбудитель килы крестоцветных *Plasmidiophora brassicae*), хитридиомицетов (возбудитель рака картофеля *Synchytrium endobioticum*), оомицетов (пероноспорные грибы — возбудители заболевания “ложная мучнистая роса”), аскомицетов (пиреномицеты из порядка Erysiphales — возбудители “настоящей мучнистой росы”), базидиомицетов (порядок Uredinales — ржавчинные грибы).

Грибы встречаются повсеместно. Их споры можно обнаружить в глубоких слоях почвы вплоть до материнской породы и в воздухе на высоте нескольких километров. Однако имеются специфические местообитания, в которых определенные виды грибов не только встречаются, но и активно вегетируют.

17.2. ПОЧВООБИТАЮЩИЕ ГРИБЫ

Почва представляет собой среду, в которой обитает наибольшее число видов грибов. Грибы — главные компоненты биоценозов многих почв как по числу видов, так по биомассе. Например, в лесных почвах биомасса грибов составляет свыше 90% от биомассы всех почвообитающих организмов (табл. 17). Как видно из представленных в таблице данных, биомасса грибов в почве составляет 98,5% от биомассы всех микроорганизмов и 91,3% от общей биомассы организмов, населяющих почву.

Таблица 17

Биомасса различных групп организмов в лесной почве (Statchell, 1970; из Muller, Loeffler, 1971)

Группы организмов	Сухая масса, кг/га
Актиномицеты	0,2
Прочие бактерии	7
Грибы	454
Дождевые черви	12
Прочие животные (включая простейших)	24
Общая микрофлора	461
Общая микрофауна	36

Протяженность грибных гиф в почве (от сотен метров до десятков километров в 1 г почвы) значительно превышает протяженность корней высших растений, причем в зоне химических выделений гиф — *гифосфере*, как и в зоне химических выделений корней — *ризосфере*, создается специфический микробиоценоз. Например, в гифосфере базидиомицетов резко снижается численность сумчатых и несовершенных грибов-микробиоценоз. Например, в гифосфере базидиомицетов резко снижается численность сумчатых и несовершенных грибов-микробиоценоз.

В почве встречаются следующие основные группы грибов.

Гумусовые сапротрофы — грибы, питающиеся полуразложившимися растительными остатками и органическим веществом почвы. Эта группа распространена главным образом в верхних, наиболее богатых органическим веществом горизонтах почвы и играет большую роль в почвообразовательном процессе. Чаще других среди почвенных сапротрофов встречаются мукоровые зигомицеты и несовершенные грибы (*Penicillium*, *Aspergillus* и др.), причем пенициллы — самые распространенные грибы почв северных и центральных районов, а теплолюбивые аспергиллы — южных.

Эти грибы способны в благоприятных условиях быстро осваивать субстрат, накапливать биомассу и продуцировать огромное число спор, которые сохраняются в почве до следующего благоприятного периода. Грибы из этой группы образуют разнообразные ферменты, разлагающие субстраты, а также имеют богатый набор антибиотических веществ, что позволяет им успешно конкурировать за субстрат с другими микроорганизмами и быстро оккупировать пространство в почве.

Кроме микробиоценоз органическим веществом почвы питаются также многие сумчатые и базидиальные макромицеты (пенициллы, шампиньоны, рядовки и др.).

Подстилочные сапротрофы. Распространены в различных ландшафтах, не подвергнутых сельскохозяйственному освоению (лесах, степях). Встречаются на мертвых недревесневших частях растений, покрывающих почву (например, в лесной подстилке), и в верхнем слое почвы. Подстилочные сапротрофы осуществляют первичное разложение опада, который затем окончательно разлагается гумусовыми сапротрофами. К подстилочным сапротрофам относятся многие агариковые базидиомицеты (говорушки, мицены, негниючники и др.), некоторые сумчатые и несовершенные грибы (*Chaetomium*, *Trichoderma*). Эти грибы обладают более специализированным набором ферментов, разрушающих углеводы клеточных оболочек растений (целлюлазы, пектиназы).

Паразиты растений. В почве обитают многие виды факультативных сапротрофов и факультативных паразитов, а также

сохраняются покоящиеся структуры облигатных паразитов (хламидоспоры, зиготы, склероции). Заражение растений этими грибами чаще осуществляется через ранки, которые всегда имеются на растущих в почве корнях. Наиболее восприимчивы к инфекции молодые растения, поэтому почвообитающие грибы часто вызывают корневые гнили всходов. Например, хитридиомицет *Olpidium brassicae* вызывает черную ножку капустной рассады, оомицет *Pythium debarianum* и базидиомицет *Thanatephorus cucumeris* (анаморфа *Rhizoctonia solani*) — корневую свеклы, полегание всходов сосны и другие болезни. Многие из этих грибов постоянно живут в почве, питаясь растительными остатками. Заражая корни и подземные части стеблей, они своими токсинами провоцируют быструю их гибель, после чего продолжают развиваться на отмерших тканях.

Среди почвообитающих грибов есть и более специализированные паразиты. Некоторые дейтеромицеты из родов *Verticillium* и *Fusarium* заражают корни, затем переходят в сосуды ксилемы и, развиваясь там, нарушают ксилемный транспорт растворенных веществ, вызывая увядание (*вилт*) растений.

Микоризообразователи. Многие почвенные грибы после заражения корней высших растений вследствие защитных свойств организма хозяина не могут оккупировать внутренние клетки корня и не наносят существенного вреда растению. Вместе с тем присутствие гриба в клетках корня, ассоциация его с корнем (*микориза*) дает растению ряд преимуществ:

1. Увеличивается объем всасывающей поверхности. Мицелий многих микоризообразователей частично внедряется в покровные клетки корня, а частично находится в окружающем пространстве, увеличивая тем самым всасывающую поверхность корня.

2. Биологически активные вещества — гормоны, витамины и др., синтезируемые грибом, потребляются и растением.

3. Грибы переводят в усвояемую для растений форму труднодоступные соединения фосфора из почвы.

4. Микориза защищает корни от потенциальных почвообитающих патогенов. Защита может быть механической (в ряде случаев корни оплетены мицелиальным чехлом), из-за выделения в окружающую среду антибиотиков и активизации защитных свойств самих растений.

По морфологии микоризные ассоциации разделяют на несколько типов.

Эндотрофная микориза: гифы гриба находятся внутри тканей корня (в клетках и межклеточном пространстве) и лишь небольшая их часть выходит в почву. Эндотрофная микориза широко распространена у покрытосеменных и даже архегони-

альных травянистых растений. Среди древесных распространена гораздо реже (микориза клена). Чаще всего эндотрофная микориза образуется эндогоновыми грибами из класса зигомицетов,

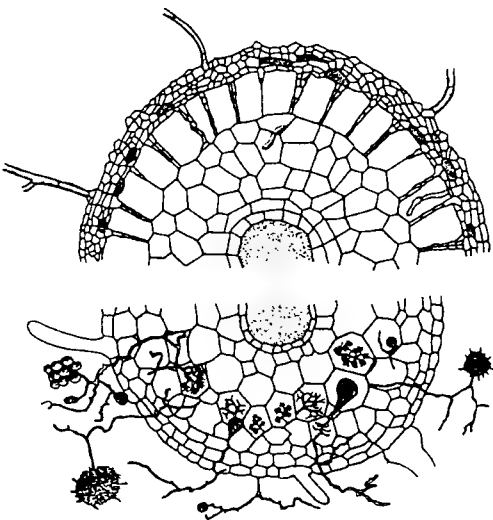


Рис. 76. Микоризные грибы:

Вверху — эктотрофная микориза (виден наружный мицелиальный чехол и отдельные гифы в периферических клетках корня; корневых волосков нет).

Внизу — эндотрофная микориза с арбускулами и везикулами в клетках корня, выходящими наружу отдельными гифами и органами спороношения; видны корневые волоски

видов грибов, главным образом высшие базидиомицеты (подосиновики, масленки, сыроежки, мухоморы), а также аскомицеты (сморчки, трюфели).

Экто-эндотрофная микориза: наряду с образованием наружного чехла гифы гриба внедряются в клетки внутренних тканей корня. Наблюдается у вересковых растений, зараженных аскомицетами.

Способность к микоризообразованию, вероятно, присуща многим видам грибов. Наряду с облигатными микоризообразователями, не способными вегетировать вне ассоциации с корнями растений, известно много видов грибов, которые становятся микоризообразователями лишь в определенных условиях. Таковы грибы из родов *Rhizoctonia*, *Armillaria* (осенний опенок), *Fusarium*. Если внешние условия благоприятны для них, но отрицательно влияют на защитные свойства растений, то эти гри-

бы вызывают опасные заболевания растений (увядания, корневые и стволовые гнили и др.). Если же условия благоприятны для растений, то эти грибы становятся микоризообразователями и приносят растениям больше пользы, чем вреда.

Микоризные ассоциации возникли, по-видимому, на ранних этапах эволюции растений и грибов. Древнейшие наземные растения риниофиты, жившие в силуре и нижнем девоне, имели мицелий в стеблях. Полагают, что микоризные ассоциации способствовали адаптации первичных наземных растений к существованию вне воды. В карбоне широко распространилась эктотрофная микориза, приведшая к возникновению лигнина — второго по распространенности (после целлюлозы) органического полимера, а его разрушение грибами — к созданию почвенного гумуса. Микоризные ассоциации позволили растениям иррадиировать из тропиков по всему земному шару и приспособиться к обитанию в таких суровых условиях, как, например, высокогорье и тундра.

Использование для питания продуктов фотосинтеза растений-хозяев привело к тому, что облигатные микоризообразователи потеряли способность разлагать сложные углеводы, такие как клетчатка, и питаются в основном простыми сахарами. Поэтому они постоянно обитают в зоне корневой системы растений (ризосфере).

Использование для питания продуктов фотосинтеза растений-хозяев привело к тому, что облигатные микоризообразователи потеряли способность разлагать сложные углеводы, такие как клетчатка, и питаются в основном простыми сахарами. Поэтому они постоянно обитают в зоне корневой системы растений (ризосфере).

Использование для питания продуктов фотосинтеза растений-хозяев привело к тому, что облигатные микоризообразователи потеряли способность разлагать сложные углеводы, такие как клетчатка, и питаются в основном простыми сахарами. Поэтому они постоянно обитают в зоне корневой системы растений (ризосфере).

17.3. ГРИБЫ КСИЛОТРОФЫ

Большое число грибов развивается на древесине. В отличие от почвообитающих грибов, их ферментный состав более специализирован: они выделяют активные ферменты, разлагающие клетчатку (целлюлазы, ксиланазы) и лигнин — основные компоненты одревесневших клеточных стенок растений. Разложение древесины протекает в несколько стадий, осуществляемых разными группами грибов.

Поражение живых вегетирующих растений

1. **Некрозы и раковые болезни.** Многие сумчатые грибы поселяются в коре лиственных пород (дуба, каштана, осины и др.), вызывая гибель пораженных участков. Например, грибы из рода *Criphonectria* вызывают глубокие поражения коры каштана, вплоть до камбия, и гибель целых деревьев (рис. 77). Эпидемия этих грибов в Северной Америке привела к гибели каштановых лесов в восточных штатах США. У пораженных деревьев активизируется рост побегов из прикорневых почек, однако новые побеги, достигая 15-летнего возраста, также поражаются



Рис. 77. Рак каштана (возбудитель *Cryphonectria parasitica*)

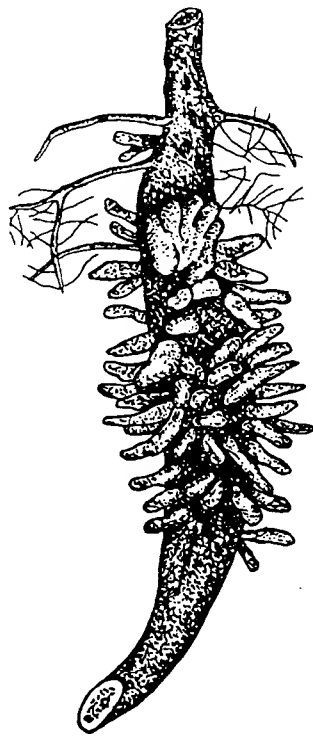


Рис. 78. Поражение ветви можжевельника ржавчинным грибом *Gymnosporangium sabinae*

и гибнут. Поэтому каштан в Северной Америке образует несвойственные этой породе кустарниковые заросли. Грибы из рода *Hypoxylon* формируют твердые углистые стромы на коре тополей, берез и других растений. Представители рода *Nectria* образуют на коре стромы в виде розовых подушечек. Грибы из рода *Valsa*, наряду с перитециями, часто формируют конидиальное спороношение в пикнидах, которые образуются под перидермой и приподнимают ее при созревании, вследствие чего пораженные ветки принимают вид “гусиной кожи”.

Поражение коры хвойных деревьев чаще осуществляется базидиальными грибами из порядка Uredinales (ржавчинные) (рис. 78). Так, на соснах нередко развивается эцидиальная стадия многих видов ржавчинных грибов. При освобождении эциоспор возникают разрывы коры, часто сопровождающиеся гибелью пораженных веток. Из ран обильно вытекает смола, вследствие чего отмершие ветви приобретают серую окраску от застывшей смолы. Сплошь и рядом сосны с сухими верхушками или бо-

ковыми ветвями серого цвета встречаются в густонаселенных местах, где естественная сопротивляемость растений ослаблена из-за загрязненного воздуха и уплотненной почвы.

2. Поражения сосудистой системы. Вызываются сумчатыми и несовершенными грибами. Огромный вред ильмовым породам приносит голландская болезнь язв, причиной которой служит аскомицет *Ophiostoma ulmi*. Споры гриба переносятся на теле жуков-короедов, которые, питаясь цветками ильмов, вносят инфекцию в ранки. Мицелий развивается в сосудистой системе, выделяет токсические продукты, приводящие к ослаблению, а затем и к гибели деревьев. Ослабленные деревья становятся добычей короедов. В галереях, сделанных короедами внутри дерева, формируется спороношение гриба, поэтому выходящие из ходов жуки несут на теле споры и переносят их на новые деревья. Дейтеромицеты из рода *Verticillium* также вызывают поражение ксилемы и быстрое увядание многих древесных растений. Сильно страдают от них молодые клены.

3. Стволовые гнили. Вызываются базидиальными грибами гименомицетами. Одни из них (осенний опенок, корневая губка) проникают через корневую систему, другие (настоящий, ложный, серно-желтый и другие трутовики) — через ранки на стволах, причем часто заносятся насекомыми-вредителями. Эти грибы развивают в пораженной древесине многолетний мицелий. Тип гнили определяется набором ферментов гриба. Некоторые трутовики выделяют преимущественно целлюлазы и разрушают клетчатку, вследствие чего образуется *бурая гниль* с распадом пораженной древесины на крошащиеся кусочки призматической формы. Другие виды трутовиков преимущественно разлагают лигнин, вызывая *белую гниль*; древесина приобретает светлую окраску с темными штрихами и распадается на целлюлозные волокна. Гибель деревьев, пораженных трутовыми грибами, происходит с разной скоростью. Деревья, заселенные осенним опенком, гибнут через несколько лет, а пораженные ложным трутовиком осины живут десятилетия.

Поражение погибших деревьев и продуктов их переработки

Многие трутовые и сумчатые грибы после гибели дерева продолжают развиваться на нем; другие могут заражать только мертвые деревья. Последние играют важную роль в фитоценозах, разлагая мертвую древесину. Без них лес до верхушек деревьев был бы покрыт сухими ветками. Сапротрофные трутовые грибы часто формируют примитивные плодовые тела в виде лепешек с гладким или складчатым гименофором на поверхности (кор-

тищевые грибы). Другие виды имеют кожистые или пергаментообразные половинчатые однолетние сидячие шляпки с гименофором на нижней стороне в виде трубочек, складок, шипиков. Многие из них наносят огромный вред народному хозяйству, так как вызывают гниение деревянных построек, свай, колодезев, крепежного леса, полов в избах.

Наконец, в последней стадии разложения древесины участвуют несовершенные грибы (пенициллы, триходермы и др.), образующие плесени зеленого, серого и других цветов.

17.4. ГРИБЫ ФИЛЛОПЛАНЫ

Грибное сообщество, обитающее на поверхности зеленых частей растений, включает сапротрофов, питающихся выделениями листьев, и паразитов, заражающих их. Собственно говоря, последние (за исключением мучнисторосяных грибов, мицелий которых распространяется по поверхности растений) имеют *эндифитный* (находящийся внутри растения) мицелий, но на поверхности зараженной ткани находятся споры, освобождающиеся через разрывы эпидермиса или через устьица. Многие из этих грибов — облигатные паразиты с гаусториальным питанием.

Паразиты надземных частей растений встречаются во многих классах грибов. Среди оомицетов — это большинство видов порядка *Peronosporales* — возбудители ложных мучнистых рос; среди аскомицетов — представители нескольких порядков плодосумчатых (эризифовые грибы — возбудители мучнистых рос) и полостносумчатых (микосферелловые грибы — возбудители белых пятнистостей растений); среди базидиомицетов — головневые и ржавчинные грибы; среди дейтеромицетов — возбудители пятнистостей и изъязвлений (антракнозов) листьев и плодов. Несмотря на большие таксономические различия, эти грибы имеют ряд общих черт.

1. Короткий *латентный период*, т.е. время от заражения до образования новых спор. Так, период одной бесполой генерации многих ржавчинных грибов (урединиогенерации) составляет примерно 10 дней, а период бесполой генерации оомицета — возбудителя фитофтороза картофеля — 3—4 дня.

2. Открытое спороношение. Споры формируются не внутри, а на поверхности растений. Они легко отрываются от спороносцев и могут распространяться ветром или дождевыми брызгами.

3. Высокая продуктивность — образование десятков тысяч спор в результате единичного акта заражения.

Эти особенности обеспечивают при наличии благоприятных для развития гриба внешних условий быстрое накопление и

распространение спор на большом пространстве. Особенно опасны такие грибы для сельскохозяйственных растений, когда один сорт какой-либо сельскохозяйственной культуры высевают на большой площади. В таких условиях накапливается гигантское число спор, целые споровые облака, и происходит массовое заражение растений. Например, на 1 га пшеницы при умеренном заражении ежедневно образуется 10^{11} урединиеспор возбудителя ржавчины или 10^{12} конидий возбудителя мучнистой росы. Поэтому хотя отдельное пятно, вызванное возбудителем фитофтороза на листе картофеля или возбудителем ржавчины на листе пшеницы, не принесет заметного вреда, но в период массовых поражений растений — *эпифитотий* образуется столь много пятен, что листья целиком погибают.

17.5. ВОДНЫЕ ГРИБЫ

Вода — среда обитания многих грибов, которые разделяют на две группы.

Первичноводные грибы, по-видимому, — древнейшие группы грибов из классов *Chytridiomycetes*, *Hyphochytriomycetes* и *Oomycetes*. В отличие от грибов из других классов, они размножаются подвижными зооспорами. Многие первичноводные

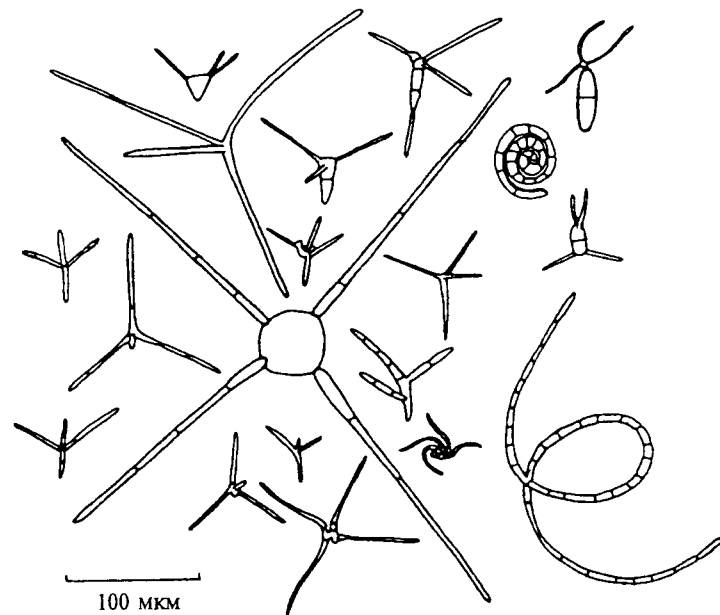


Рис. 79. Конидии водных гифомицетов

грибы — биотрофные и некротрофные паразиты водных организмов — водорослей, беспозвоночных животных, рыб. Описаны случаи влияния грибных эпифитотий водорослей на продуктивность фитопланктона и его сукцессию (смену доминирующих видов).

Вторичноводные грибы. В воде постоянно встречается группа несовершенных грибов, приспособившихся к разложению мертвого растительного субстрата, попадающего в воду: опавших листьев, мертвой древесины. Зооспор они не приобрели (пример необратимости эволюции), однако адаптация к водному образу жизни проявилась у них в своеобразной форме крупных многоклеточных конидий, часто имеющих выросты, лучи (рис. 79). Такая форма позволяет конидиям цепляться в токе воды за находящиеся там предметы и поселяться на них.

17.6. СЫЧУЖНЫЕ ГРИБЫ

Эта удивительная группа грибов найдена в желудках жвачных животных. Многие признаки сближают их с хитридиевыми грибами: они размножаются зооспорами, имеющими 1 или несколько гладких жгутиков; в их клеточных стенках обнаружен хитин; они формируют моноцентрический (см. 14.1) зооспорангий, прикрепленный к субстрату сильно разветвленным ризомицелием (рис. 80). Освобождение зооспор из зооспорангия индуцируется целлюлозосодержащим субстратом. Сейчас эти грибы объединяют в семейство *Neocallinastiaceae* в классе *Chytridiomycetes*. В природе они встречаются только в желудках жвачных животных, причем и домашних (коровах, овцах), и диких, обитающих в Старом Свете (верблюды), Новом Свете (ламы), а также в Австралии (кенгуру). Следовательно, связь этих гри-

бов с животными очень древняя: она возникла у предков современных травоядных, живших на едином континенте до его раскола на современные материки.

Выяснилось, что эта группа грибов выполняет очень важную функцию в процессе пищеварения: они разлагают наиболее стойкий волокнистый целлюлозо-

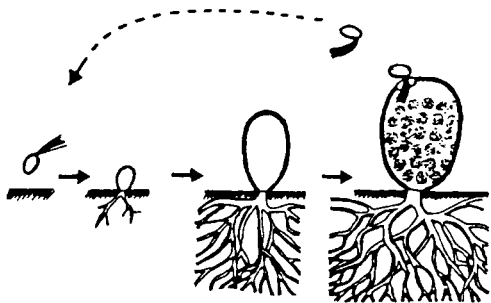


Рис. 80. Жизненный цикл хитридиомицета *Neocallimastix*, обитающего в пищеварительном тракте жвачных животных (Bauchop, 1989)

лигниновый компонент корма, не доступный для находящихся в желудке бактерий. Глубокое проникновение в субстрат сильно разветвленного ризомицелия и выделение мощного комплекса ферментов обеспечивает высокую степень разложения целлюлозы до низкомолекулярных соединений — ацетата, лактата, сукцината, этанола, CO_2 , H_2 . Последние два соединения метаногенными бактериями, всегда встречающимися в желудках вместе с грибами, превращаются в метан. Чрезвычайно активная целлюлаза этих грибов привлекает к ним интерес ученых, занимающихся свойствами ферментов и их использованием в народном хозяйстве.

В отличие от большинства свободноживущих грибов, грибы желудка — строгие анаэробы, погибающие даже в присутствии низкой концентрации кислорода. В связи с этим они утратили митохондрии и у них отсутствует процесс окислительного метаболизма. Оптимальная для их роста температура приближается к 40°C . В биологии этих грибов еще многое не ясно.

17.7. КОПРОТРОФНЫЕ ГРИБЫ

Своеобразная группа грибов постоянно развивается в навозе травоядных животных. Наряду с широкоспециализированными несовершенными грибами, способными осваивать различные субстраты, в навозе животных живут узкоспециализированные копрофилы из классов *Zygomycetes*, *Ascomycetes* и несколько видов базидиальных грибов. Для многих из них характерны следующие черты.

1. **Фототропизмы спораносных структур.** У мукоровых грибов из родов *Pilobolus* и *Phycomyces* в спорангиеносцах, растущих на свету, накапливаются светочувствительные молекулы каротина, окрашивающие верхнюю часть спорангиеносца в желтый цвет. Благодаря наличию каротина, верхушка спорангиеносца изгибается в направлении света, поэтому споры попадают на хорошо освещенную поверхность, где большая вероятность наличия хорошего травостоя (рис. 81).

2. **Активное разбрасывание спор.** Спорангиеносцы *Pilobolus* имеют пузыревидное расширение в верхней части. Происходящий в них гидролиз полисахаридов приводит к взрывоподобному увеличению тургорного давления, вследствие чего спорангий, имеющий прочную оболочку, целиком отстреливается в сторону света. У дискомицета *Ascobolus* в апотечиях формируются сумки с крупными аскоспорами, которые при созревании также отстреливаются на большое расстояние.

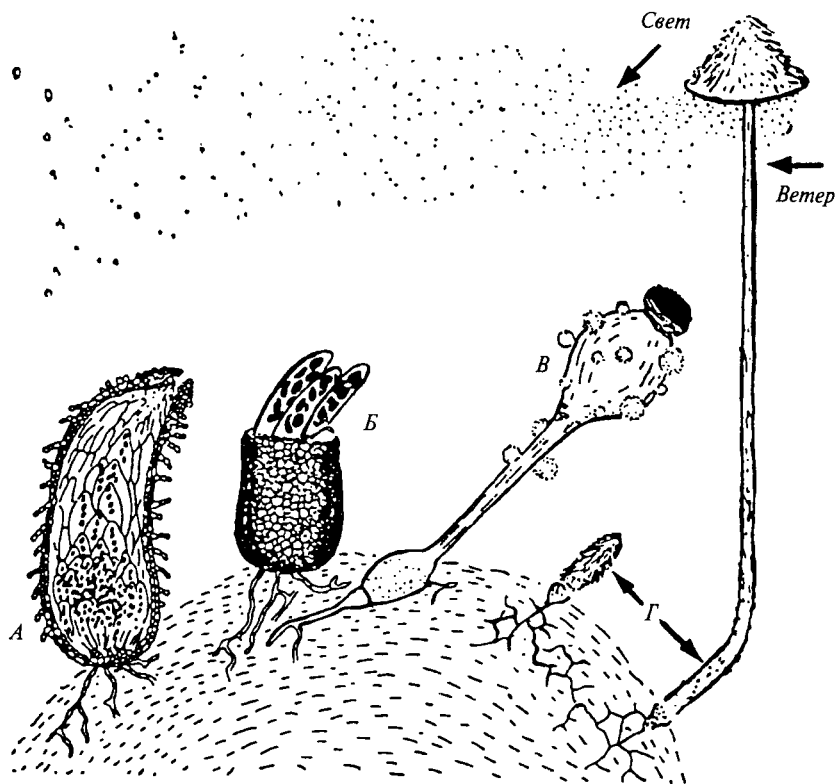


Рис. 81. Ориентация к свету копротрофных грибов:
А — *Sordaria*; Б — *Dayobolus*; В — *Pilobolus*; Г — *Coprinus* (Инголд, 1957)

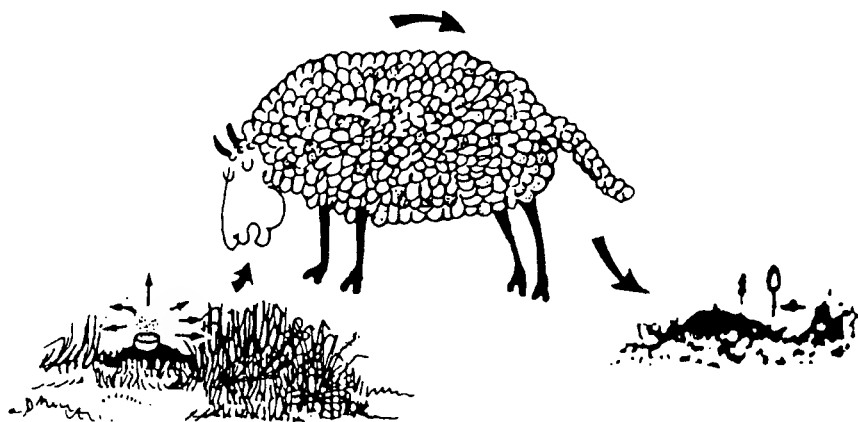


Рис. 82. Жизненный цикл копротрофного гриба

3. Споры покрыты клейкой слизью, обеспечивающей их прикрепление к листьям травянистых растений.

4. Споры прорастают только после прохождения через кишечник животного, ибо плотные оболочки должны предварительно быть разрыхлены желудочными ферментами.

Таким образом, адаптации этих грибов привели к увязке их жизненных циклов с пищевым циклом травоядных животных. Их споры с высокой долей вероятности попадают на листья и прикрепляются к ним, поедаются животными, а после переваривания пищи выбрасываются вместе с навозом, в котором развивается мицелий и формируется спороношение (рис. 82).

17.8. ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ

Особую экологическую группу составляют грибы, входящие в состав лишайников. Лишайник — симбиотический организм, возникший вследствие мутуалистической ассоциации гриба и водоросли, при которой водоросли находятся внутри сплетения гиф гриба.

Компоненты лишайника

Грибной компонент носит название *микобионта*. Из 20 тыс. видов лишайников только 20 видов (главным образом тропических) образованы базидиальными грибами (афиллофоровыми, гетеробазидиальными), остальные — сумчатыми (пиреномицетами и дискомицетами). Грибы, входящие в состав лишайников, не встречаются в свободном состоянии и чрезвычайно медленно растут на искусственных средах (1–2 см за несколько месяцев).

Водорослевый компонент — *фикобионт* или (если цианобактерии не считать водорослями) *фотобионт* — представлен зелеными (34 рода), синезелеными (10 родов) и желтозелеными (1 род) водорослями. В отличие от лишайнизированных грибов большинство видов водорослей встречается и в свободном состоянии, однако наиболее распространенные фикобионты — зеленые водоросли из рода *Trebouxia* (входит в состав более половины видов лишайников) вне лишайника практически не встречаются.

Морфология лишайников

На основании морфологических особенностей лишайники разделяют на 3 группы: *накипные*, таллом которых врос в субстрат и не может быть отделен от него без повреждения; *листоватые* — более или менее плотно прижатые к субстрату и соеди-

ненные с ним пучками гиф — *ризинами*; *кустистые* — понимающиеся над субстратом или свисающие вниз. Накипные лишайники, в свою очередь, разделяются на *лепрозные* — порошкообразные, *корковые* — в виде корочек и *ареолированные*, у которых первично корковидный таллом расчленяется крупными трещинами на отдельные участки. Листоватый таллом может быть представлен отдельной пластинкой, группой сросшихся пластинок или мелкими чешуйками. У лишайников большого рода *Cladonia* имеются два типа талломов: первичный листоватый в виде чешуек и вторичный кустистый в виде выростов — *подециев*. Подеции могут быть неразветвленные, заостренные или, наоборот, расширенные на концах, а также древовидные с обильным ветвлением, как у ягелей.

На поверхности таллома лишайников могут быть различные образования: плодовые тела микобионта (апотеции, перитеции) с сумками; органы бесполого размножения микобионта — пикниды со спорами; коралловидные выросты — *изидии*; разрывы коры — *сорали* с порошкообразным содержимым *соредиями*; мелкие листоподобные выросты — *филлокладии*; небольшие наросты в виде “бородавок”, содержащие иной по сравнению с основным талломом лишайника тип фикобионта — *цефалодии* (у многих видов основной таллом содержит зеленую водоросль, а цефалодий — синезеленую).

Анатомия лишайников

Гифы микобионта составляют примерно 50% от всего объема лишайника, клетки водоросли — менее 10%. Остальной объем занимают воздушные полости и внеклеточный матрикс — слизь, выделяемая микобионтом.

У наиболее примитивных лишайников (в основном, накипных) таллом *гомеомерный*, состоящий из равномерно расположенных среди сплетения грибных гиф водорослевых клеток. У большинства видов лишайников таллом *гетеромерный*, состоящий из нескольких отличающихся по виду слоев: *верхней коры*, составленной плотно переплетенными гифами, часто с пигментированными оболочками; *гонидиального слоя*, расположенного под корой и обогащенного клетками фикобионта; *сердцевинны* — рыхлого сплетения бесцветных гиф; *нижней коры*, сходной по строению с верхней; *ризин*. Для обеспечения воздухообмена с окружающей средой у одних лишайников (род *Peltigera*) отсутствует нижняя кора, у других (ягели) вообще нет коры, у третьих (исландский мох) — имеются разрывы в коре (*макулы*, *цифелы*), имеющие вид белых пятен.

Жизнь в лишайнике резко меняет внешний облик и физиологические процессы грибов и водорослей. Нитчатые водоросли в составе лишайника часто превращаются в одноклеточные, вместо зооспор образуются неподвижные апланоспоры. В грибных гифах откладываются специфические лишайниковые вещества: обычно не растворимые в воде ароматические соединения, кристаллизующиеся на клеточных оболочках и придающие талломам своеобразную окраску (в отличие от мхов лишайники никогда не имеют травяно-зеленой окраски). Некоторые лишайники удалось разделить на составляющие компоненты и выращивать гриб и водоросль по отдельности. Оказалось, что в свободном состоянии гифы не синтезируют пигментов, которые образуются только после контакта с водорослевыми клетками.

Видоизменяются и сами гифы в связи со специализацией их функций. Боковые ответвления мицелия с длинными тонкими кончиками получили название *ищущих гиф*. Их выросты, соприкасающиеся с клетками водоросли, называют *охватывающими гифами*. Боковые ответвления этих гиф оплетают клетки фикобионта и поглощают продукты фотосинтеза. В гонидиальном слое имеются гифы, которые делятся частыми перегородками и передвигают водоросли в растущий край таллома (*двигающие гифы*).

Размножение микобионта конидиями или аскоспорами приводит к потере фикобионта, поэтому многие виды лишайников вообще не формируют спор, а размножаются исключительно вегетативно — обрывками таллома, изидиями, соредиями. Рост и размножение протекают очень медленно: требуется несколько недель для обрастания соредияльного порошка мицелием и несколько лет до формирования нормального таллома.

Своеобразно осуществляется и питание лишайников. Описаны три типа контактов гриба и водоросли: клеточными стенками, через внеклеточную слизь и с помощью гаусторий, причем гаустории обычны лишь в талломах примитивных накипных лишайников. Для обеспечения питания поверхностью мицелия гриб вызывает интенсивное выделение водорослевыми клетками продуктов фотосинтеза в окружающую среду (фикобионт теряет 80—90% углерода), которые поглощаются грибными гифами и откладываются в виде сахароспиртов (маннита, арабита, рибита).

Сочетание абсорбционного питания микобионта с фотосинтезом фикобионта обеспечивает лишайникам возможность существовать в местах, малодоступных другим организмам. Лишайники — основной компонент растительности тундры, где они обеспечивают кормом северных оленей, высокогорья, пустыни. В табл. 17 показано, как по мере удаления от тропиков растет количественное соотношение между лишайниками и высшими растениями.

Таблица 17

Сравнительная встречаемость (число видов) лишайников и высших растений в разных регионах мира (Mattick, 1953)

Регионы	Lichenes (L)	Cormophyta (C)	Отношение (L/C)
Ява	600	9600	0,06
Германия	1200	2600	0,48
Швеция	2000	2100	0,95
Исландия	600	600	1,0
Шпицберген	450	130	3,5
Антарктида	350	2	175

Лишайники поглощают воду и минеральные вещества всей поверхностью таллома, поэтому они не требовательны к субстрату и часто встречаются на камнях и скалах, коре деревьев, почве. Однако на каждом из перечисленных субстратов встречаются определенные виды, приуроченные к нему и редко меняющие “вкусы”. Лишайники, обрастающие камни, называются *эпилитными* (накипные виды, врастающие в камни, — *эндолитными*). Их разделяют на кальцефильные (растущие на карбонатных породах) и кальцефобные (на силикатных). Лишайники, растущие на деревьях, называют *эпифитными* (на коре — *эпифлеоидными*, на обнаженной древесине — *эпиксилными*), растущие на почве — *эпигейными*.

Выше было сказано, что клетки фикобионта теряют в окружающей среде до 90% продуктов фотосинтеза, причем не все это количество питательных веществ усваивается микобионтом. Высокая концентрация углеводов в виде сахароспиртов создает буфер против обезвоживания, поэтому лишайники могут длительное время выдерживать засуху без потери жизнеспособности.

Содержание хлорофилла на единицу объема или массы таллома лишайников в 4—10 раз меньше, чем у высших расте-

ний; соответственно менее интенсивно происходит и ассимиляция CO_2 . Поэтому лишайники — очень медленно растущие организмы. Индивидуальный таллом может вегетировать 1,5—2 тыс. лет, т.е. наряду с хвойными лишайники — самые долгоживущие организмы на земле. Изменение диаметров накипных и листоватых лишайников на камнях и скалах используется в геологических и археологических исследованиях для маркировки возраста этих субстратов. И если лишайники в ходе эволюции приспособились к экстремальным природным условиям (холоду, засухе, бедному питательному составу среды), то адаптироваться к антропогенным воздействиям на среду они не могут и первыми исчезают из экосистем при их загрязнении поллютантами (вредными примесями). Тому есть несколько причин:

1) лишайники — долгожители, подвергающиеся вредным воздействиям круглый год;

2) медленное отмирание таллома не позволяет освобождаться от токсических соединений в нем;

3) у лишайников отсутствуют кутикула и устьица, они впитывают поллютанты всем талломом;

4) при подсыхании таллома концентрация токсических веществ, попавших в него, увеличивается до летального уровня.

Поэтому в крупных городах и вокруг них лишайники встречаются редко, обеднены не только их численность, но и видовой состав. Лихеноиндикация загрязнения окружающей среды на основе встречаемости и видового состава лишайников широко используется при экологическом мониторинге.

Принципы построения системы лишайников

В старых системах лишайники выделяли в специальный отдел с двумя классами: Ascolichenes и Basidiolichenes. Первый разделяли на подклассы *пиренокарповые* (Pyrrenocarpae), с плодовыми телами перитециями (в основном накипные лишайники), и *гимнокарповые* (Gymnocarpae) с плодовыми телами апотециями и вытянутыми, извилистыми *гистеротециями*. Однако, вследствие полифилетического происхождения (независимого возникновения лишайниковых ассоциаций в разных таксонах грибов), сейчас лишайники помещают среди сумчатых и базидиальных грибов, причем в некоторые порядки (Lecanorales, Verrucariales) входят только лишенизированные виды, но есть порядки (Ostropales, Dothideales), объединяющие лишенизированные и свободнорастущие виды. При классификации используют обычные для сумчатых грибов признаки, например, строение сумок (унитунчатые, битунчатые) и плодовых тел.

ГЛАВА 18. ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ

18.1. ВРЕД, ПРИНОСИМЫЙ ГРИБАМИ

Грибы, вызывающие болезни полезных растений, животных и человека, наносят огромный урон здоровью людей, их хозяйственной деятельности, а порой и природной среде. Уже было сказано о болезнях растений, гниении древесных изделий и других вредных воздействиях грибов. Когда болезни растений становились массовыми, это сказывалось на судьбах целых народов. Яркий, но далеко не единственный пример — фитофтороз картофеля (возбудитель — оомицет *Phytophthora infestans*) в Западной Европе в середине 19 в. В это время в Ирландии из 4 млн населения 1 млн питался исключительно картофелем и еще для 2 млн картофель составлял более половины пищевого рациона. Два неурожайных года, вызванных массовым поражением фитофторой, свели в могилу свыше 1 млн ирландцев и вынудили еще 1,5 млн эмигрировать в Америку.

Ржавчина кофе (возбудитель *Hemelia vastatrix*) оказала решающее влияние на регионы его выращивания. В 19 в. основные площади под кофейным деревом размещали в Азии, причем главным поставщиком кофе был о. Цейлон (Шри-Ланка). После эпидемии ржавчины, губившей кофе на азиатском континенте, основным районом его выращивания стала Южная Америка, а вырубленные на Цейлоне кофейные деревья были заменены чайными кустами.

Однако снижением производимой продукции вред от заражения растений фитопатогенными грибами не исчерпывается. Грибы выделяют в зараженные органы растений химические вещества, многие из которых оказались высокотоксичными для человека и сельскохозяйственных животных. Зерна злаковых и бобовых растений, содержащие мицелий или склеротии спорыньи (аскомицет *Claviceps purpurea*), фузариума (аскомицет *Gibberella zeae* с анаморфой *Fusarium graminearum*), желтого аспергилла (несовершенный гриб *Aspergillus flavus*), настолько токсичны для теплокровных, что могут вызвать тяжелые заболевания или даже смерть.

Дереворазрушающие базидиомицеты вызывают гниение деревянных построек. Особенно агрессивны *домовые грибы* из родов *Merulius*, *Poria* и др. Деревянные конструкции, контактирующие с водой или влажным прохладным воздухом (опоры мостов, бани, полы в деревенских домах), могут быть разрушены через несколько лет после заражения. На защитную пропитку

деревянных конструкций антисептиками ежегодно расходуются огромные средства.

Богатый набор ферментов позволил многим грибам осваивать новые техногенные субстраты (бумагу, пластмассу, заменители кожи, нефтепродукты, ткани, живописные полотна). Защита подобных субстратов от биоповреждений — новая отрасль прикладной микологии.

Большой урон животноводству наносят *дерматомикозы* — болезни, вызываемые сумчатыми и несовершенными грибами, которые поселяются на покровных тканях (коже, шерсти, копытах). Вредное воздействие этих грибов усугубляется еще и потому, что от животных дерматомикозы могут переходить на человека.

Еще более опасны *глубокие микозы*, вызываемые зигимицетами (*Rhizopus*) и несовершенными грибами (*Candida*, *Aspergillus* и др.). Они проникают внутрь организмов при дыхании, через ранки и другими путями и поражают внутренние органы (легкие, печень и др.). Их значение увеличилось в последние годы, когда с бактериальными инфекциями научились бороться антибиотиками, а естественный иммунитет у многих людей оказался ослабленным вследствие неблагоприятных экологических условий и заражения вирусными болезнями (герпесом, гепатитом, СПИДом). Причинами смерти многих пораженных СПИДом людей стали глубокие микозы.

18.2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРИБОВ В ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Быстрое накопление биомассы и продуцирование всевозможных биологически активных веществ сделали грибы важными объектами микробиологической промышленности и продуктами питания. Использование грибов разнообразно, как разнообразны сами грибы.

18.2.1. Съедобные грибы

Плодовые тела грибов содержат мало углеводов и липидов, поэтому их калорийность значительно ниже, чем калорийность мяса. Однако, поскольку высокая калорийность в наше время перестала для многих групп населения быть достоинством продукта, а также вследствие высокого содержания белка, витаминов, минеральных веществ и отменных вкусовых качеств, грибы как продукты питания занимают важное место в пищевом рационе человека. Использование съедобных грибов макромицетов (сумчатых — сморчков, трюфелей и базидиальных — шля-

почных) прошло три этапа, которые не заменяли, а дополняли друг друга.

1. Собираемость. Ежегодно в России потребляется в свежем виде и заготавливается на зиму тысячи тонн дикорастущих грибов, которые, следовательно, представляют собой важное звено в обеспечении населения продовольствием. В связи с этим первостепенное значение имеют работы по выявлению ресурсов дикорастущих съедобных грибов и разработке системы мероприятий, направленных на поддержание их урожайности. Вместе с тем необходимо усиление научно-исследовательской и просветительской работы по рациональному использованию дикорастущих грибов для пищевых целей. Это связано с двумя обстоятельствами.

1. Среди макромицетов много видов, в той или иной степени токсичных для теплокровных. Известны случаи массового отравления такими грибами, как бледная поганка. Одни виды (например, свинушки) могут не вызывать остротоксического действия, но при длительном употреблении ухудшать состав крови. Другие (строчки) — в каких-то местностях содержат токсические алкалоиды, а в каких-то — нет.

2. Вследствие осмотрфного способа питания грибы значительно сильнее, чем высшие растения, адсорбируют из окружающей среды (воздуха, почвы) вредные для здоровья примеси (радионуклиды, выхлопные газы автомобилей, содержащие свинец и т.п.). Поэтому грибы категорически запрещено собирать в городах, вдоль автомобильных трасс, в зонах с повышенным фоном радиации, возле свалок и в других загрязненных местах. Грибы-ксилотрофы, растущие на мертвой древесине (опята, вешенки и др.), накапливают в плодовых телах меньше токсичных веществ, чем грибы, растущие на почве.

2. Культивирование плодовых тел (грибоводство). Искусственное культивирование грибов позволяет получать высокий урожай экологически чистых плодовых тел независимо от погодных условий. Выращивание грибов-микоризообразователей (белых, подосиновиков, маслят, сыроежек и др.) представляет большие трудности, поэтому культивируют грибы из экологических групп подстилочных и гумусовых сапротрофов и ксилотрофов. Наиболее широко культивируется шампиньон двуспоровый, который разводят более чем в 70 странах. Технология включает выращивание стерильной грибницы, внесение ее в специально приготовленные компосты и получение плодовых тел при определенных условиях температуры и влажности. Современные технологии позволяют получать с 1 м² почти 30 кг шампиньонов при пяти урожаях в год. Это во много раз превышает выход

продукции растениеводства и животноводства. Поэтому продукция грибов во всем мире ежегодно расширяется и достигла почти 1 млн тонн.

Технология выращивания шампиньонов требует дорогостоящих мероприятий. По этой причине продукция имеет высокую себестоимость, и еще долго шампиньоны останутся дорогими деликатесами. В последние годы грибоводы стали ориентироваться на выращивание дереворазрушающих грибов — ксилотрофов: вешенки, японского гриба — сиитаке, летнего и зимнего опенков и др. (табл. 18). Их можно культивировать на отходах деревообрабатывающей (обрубках, опилках), легкой и пищевой промышленности (хлопковых очесах, подсолнечной лузге и др.) и сельского хозяйства (соломе), что удешевляет производство и попутно решает другую важную задачу — утилизацию промышленных, сельскохозяйственных и коммунальных отходов. После выращивания грибов эти отходы становятся обогащенными мицелиальным белком, в них частично или полностью разрушены грибными ферментами полимеры (целлюлоза, лигнин), поэтому они могут быть использованы в качестве пищевых добавок сельскохозяйственным животным или в качестве удобрений. Большое достоинство грибов-ксилотрофов — их лекарственные свойства: многие виды ускоряют вывод из организма радионуклидов, обладают антираковым действием и др. В России производство вешенки по объему приближается к производству шампиньонов.

Таблица 18

Мировое производство грибов в 1980 г.

Виды грибов	Производство	
	тыс. т	%
<i>Agaricus bisporus</i> — шампиньон	870	71,9
<i>Lentinus edodes</i> — сиитаке (японский гриб)	170	14,0
<i>Flammulina velutipes</i> — зимний опенок	60	5,0
<i>Pleurotus ostreatus</i> — вешенка	32	2,7
<i>Tremmela</i> , <i>Auricularia</i> — серебряное ухо	10	0,8
<i>Stropharia rugoso-annulata</i> — кольцевик	2	0,2

3. Культивирование мицелия. Выращивание грибов на жидких и твердых питательных средах позволяет еще больше удешевить производство и получить высокий выход грибного белка, который можно использовать как добавки к колбасным изделиям, салатам и другим пищевым продуктам. Культивиро-

вание мицелия, а не плодовых тел, позволяет расширить набор используемых в пищу грибов за счет быстро растущих дрожжей, сумчатых и несовершенных мицелиальных грибов.

Мицелиальные и дрожжевые грибы широко культивируются также для получения белково-витаминных добавок к корму сельскохозяйственных животных.

18.2.2. Бродильные грибы

По-видимому, древнейшими грибами, нашедшими практическое применение, были дрожжи, ибо они дали человечеству первые продукты пищевой промышленности — хлеб и вино. Развиваясь на сахаристых субстратах, дрожжи осуществляют спиртовое брожение, превращая сахар в спирт и углекислый газ. Свойство дрожжей накапливать спирт используется в виноделии, а накопление углекислого газа, поднимающего тесто, — в хлебопечении. Ежегодное мировое производство пекарских дрожжей достигло миллиона тонн.

18.2.3. Продуценты биологически активных веществ

Химические соединения, получаемые из грибов на предприятиях микробиологической промышленности, применяются в различных отраслях народного хозяйства.

Антибиотики. Первый антибиотик *пенициллин*, вырабатываемый несовершенным грибом *Penicillium chrysogenum*, произвел революцию в медицине, ибо с его помощью удалось излечить болезни, считавшиеся ранее неизлечимыми, например, перитониты, гангрену. Сейчас микробиологическая промышленность выпускает большой набор антибиотиков грибного происхождения: пенициллины, цефалоспорины, трихотeciны и др., используемые в медицине, ветеринарии, животноводстве (как кормовые добавки) и растениеводстве (для борьбы с возбудителями болезней растений). Созданы полусинтетические антибиотики, у которых к молекуле антибиотика, полученной микробиологическим синтезом, добавляют определенные химические радикалы. Такие “гибридные” молекулы успешно противостоят разрушению микробными ферментами, поэтому адаптация к ним патогенных микроорганизмов и, вследствие этого, потеря эффективности замедлены. Селекционные работы с подобными грибами позволили повысить их продуктивность в десятки и сотни раз.

Новый переворот в медицине совершило открытие грибного антибиотика *циклоспорина*, подавляющего иммунный ответ

тканей позвоночных животных на чужеродные белки, из-за которого происходит отторжение пересаженных органов (печени, сердца). Без использования циклоспоринов не обходится сейчас ни одна операция по пересадке органов и тканей у человека.

Ферменты. Как уже было сказано, грибы — активные продуценты внеклеточных ферментов, разрушающих биополимеры. Эти ферменты нашли широкое применение в народном хозяйстве. Например, пектиназы, разрушающие межклеточный “цемент” растительных тканей — пектин, используют для осветления фруктовых и овощных соков. Использование ферментов дереворазрушающих грибов позволило создать экологически более чистые технологии получения целлюлозы и продуктов ее гидролиза в лесоперерабатывающей промышленности, чем при химическом гидролизе. Грибные ферменты используются для разрушения самого стойкого биополимера растительного происхождения — лигнина, остающегося неиспользованным в процессе получения целлюлозы. Трутовый гриб *Phanerochaeta chrysosporium* применяют для утилизации лигнина. Грибные протеазы, разрушающие белки, добавляют в моющие средства для удаления загрязнений белковой природы. В этих целях используются виды и штаммы термофильных грибов, растущих при высокой температуре, т.к. их ферменты сохраняют активность в горячей воде.

Витамины органические кислоты. Для получения витаминов А (каротина), В₁, В₂, В₁₂ и др. используют различные виды грибов: зигомицет *Choanephora (Blakeeslea) trispora*, аскомицеты из родов *Saccharomyces*, *Erythrothecium* и др. Некоторые виды аспергиллов культивируют для получения органических кислот (лимонной, итаконовой).

Хитин. Полисахарид хитин, входящий в состав клеточных стенок большинства грибов, в последние годы нашел широкое применение в медицине и сельском хозяйстве. Он оказался лучшим адсорбентом, чем активированный уголь, и поэтому очень помогает при пищевых отравлениях и других болезнях желудочно-кишечного тракта; способствует быстрому заживлению ран и ожогов; повышает устойчивости растений к болезням и вредителям. Созданы технологии комплексного получения грибных продуктов в микробиологической промышленности (например, получения лимонной кислоты из среды роста и препарата хитина из клеточных стенок аспергиллов).

18.2.4. Паразиты вредных организмов

Несколько видов несовершенных грибов, паразитирующих на насекомых, выращивают на заводах микробиологической промышленности. Концентратами спор этих грибов, выпускаемых под названиями *боверин* (продуцент *Beauveria bassiana*), *вертициллин* (*Verticillium lecani*) и др. опрыскивают растения в теплицах и поле для защиты от насекомых-вредителей. Препарат *триходермин*, получаемый из несовершенного гриба *Trichoderma charzianum*, применяют для борьбы с грибами — возбудителями болезней растений. Концентрированными спорами некоторых фитопатогенных грибов — паразитов сорных растений опрыскивают поля для освобождения от сорняков. Использование таких *микопестицидов* позволяет уменьшить количество применяемых химических пестицидов и тем самым сделать защиту растений экологически более чистой.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ОРГАНИЗМОВ

Absidia 18*
Achlya ambisexualis 132
 — *bisexualis* 132
Acetaularia 45*
Acremonium 127
Actinobifida 12*
Actinomyces 12*
Agaricus bisporus 101*
Aglaozonia 55*, 56, 98
Allomyces 13
 — *arbuscula* 114*
Amphidinium 39
Anabaena 73
Anfelia 65, 76*
Anthocerotophyceae 92
Araphinales 97
Armillaria 158, 162
Ascobolus 138, 139*, 169
Ascolichenes 175
Ascomycetes 105, 111, 124, 135, 169
Ascophyllum 65
Aspergillus 139, 160, 177
 — *flavus* 176
Astasia 8
Asterionella 28, 29*
Auloraphinales 97

Bangia 11*, 74
Bangiophyceae 74
Basidiolichenes 175
Basidiomycetes 105, 112, 147
Batrachospermales 77
Batrachospermum 21, 45, 76*, 77
Beauveria bassiana 182
Blakeskea trispora 123, 124, 181
Botrydiopsis 11*, 94
Botrydium 94, 95*

Botrytis 125*
Brachysira 32*
Bremia 111
Bryopsidales 80, 87, 92
Bryopsis 55*, 56

Calothrix 73
Candida 177
 — *albicans* 116, 117
Caulerpa 45*, 67
Centrophyceae 96
Ceramiales 78
Chaetomium 160
Chaetophorales 80, 87, 92
Chamaesiphon 72
Chamaesiphonophyceae 71, 72
Chantransia 77
Chara 47, 50*
Charales 88, 91, 92
Charophyceae 81, 83, 88, 89, 92
Chilomonas 8, 38
Chlorosarcinopsis 89
Chlamydomonadaceae 80
Chlamydomonas 8, 10, 11*, 38, 40*, 46*, 86
 — *nivalis* 57
Chlorella 8, 10, 11*, 53, 65, 66, 86
Chlorocardion 11*
Chlorococcales 42, 79, 86, 89, 92
Chlorococcum 46*, 86, 89
Chlorocystis 89
Chlorokybis 89
Chlorokybales 91
Chlorophyceae 81, 83, 85—88, 90, 92
Chlororation reptans 39
Chlorosarcina 46*

Примечание. Организмы, отмеченные звездочками, представлены на рисунках.

- Choanephora trispora* 123*, 124, 181
Chromulina 11*
 Chroococcales 72
 Chroococcophyceae 71, 72
Chrysamoeba 93
 Chrysamoebophyceae 93
Chrysocapsa 93
 Chrysocapsophyceae 93
 Chysomonadophyceae 93
Chrysosphaeria 93
 Chrysosphaerophyceae 93
 Chrysotrichophyceae 93
 Chytridiomycetes 105, 111, 134, 167, 168
Cladonia 172
Cladophora 46*, 54
 Cladophorales 92
Cladosporium 128*
 Clavicipitales 143
Claviceps 119
 — *purpurea* 142, 143*, 176
Closterium 28, 30*
Coccolitus 30*
 Codiolales 87, 89, 92
Codium fragili 16
Coleastrum 44
Coleochaeta 50*, 51, 89
 Coleochaetales 88, 89, 91
 Coleomycetales 126
Colletotrichum 125*
Conchocelis 54, 55*, 57, 74, 75, 77
Cookella microsporica 146*
Coprinus 170*
Criphonectria 163
 — *parasitica* 164*
Cronartium ribicola 150
Cryptomonas 8, 25*
Cunninghamella 123*, 124
Cutleria 49, 54, 55*, 56, 97, 98
 Cutleriales 99
Cyanidium 36, 38, 74
 — *caldarum* 36
Cyanophora paradoxa 15
 Cyclosporophyceae 99
Cyclotella 29*, 32*
 Dasycladales 87, 92
Dayobolus 170*
Delesseria 76*, 78
Derbesia 46*, 55*—57
Desmococcus 64
 Deuteromycetes 105, 111, 126, 129
Dictyocha 93
 Dictyochophyceae 93
 Dictyosteliomycetes 107
Dictyota 97, 98
 Dictyotales 99
 Diraphinales 97
Discosphaeria 30*
 Dothideales 175
Draparnaldia 45
 Ectocarpales 97, 99
Ectocarpus 54, 57, 97, 98
Elysia viridis 16
 Endogonales 134
Enteromorpha 46*, 64, 67, 87
Epichrysis 11*
Eremascus fertilis 135
Erymothecium 181
 Erysiphales 140, 159
Erythrocladia 11*
 Euascomycetidae 138
Euastropsis 44
Euastrum 28, 30*
Eudorina 42, 43*, 86
Euglena 8, 25*, 40*
 Eurotiales 138
 Florideophyceae 74, 77
Friedmannia 89
 Fucales 99
Fucus 52, 54, 62, 97, 98*
Fusarium 126, 127, 161, 162
 — *graminearum* 176
Gelidium 65
Geotrichum 128
Gibberella zeae 176
Gigartina 76*
 Gigartinales 77
Gnomonia ulmi 127
Gomphonema 29*
Gonium 42, 43*, 86
Gracellaria 76*
Graphium 125*
 Gymnocarpae 175
Gymnodinium 25, 40*, 70
Gymnosporangium sabinae 164*
Halicystis 46*, 55*—57
Hallomonas 93
Heliobacterium chlorum 38
Helminthogloae 94
Hemelia vastatrix 176
 Hemiascomycetidae 138
 Heterobasidiomycetidae 150
Heterochloris 94
Heteropedia 11*
 Holobasidiomycetidae 151
 Hormogoniophyceae 71
Hydrodictyon 43*, 44, 86
Hydrurus 93
 Hypochytridiomycetes 105, 108, 167
 Hypocreales 127
 Hypomycetaceae 127
 Hypoxylon 164
 Klebsormidiales 88, 89, 91, 92
Klebsormidium 80, 89
Kryptoperidinium foliacum 39
 Labyrinthulomycetes 105, 108
Laminaria 52, 55*, 62, 64, 65, 67, 97, 98
 Laminariales 97, 99
 Lecanorales 175
 Leotiales 143
Liagora 77
 Liciales 106
 Loculoascomycetidae 146
Lycmorpha 28*
Lycogala epidendrum 106
 Lycoperdales 153
Lyngbia 27*, 73
Macrocystis 62, 65
Melampsora lini 150
 Melanconiales 126
Merismopedia 27*, 28
Merulius 176
Micromonospora 12*
Microsphaera 141*
Microspora 11*, 12*
Monilia 12*
 — *fructigena* 119
 Moniliales 126
 Monoraphinales 97
Monosporium 12*
Monostroma 46*, 87
Morchella conica 145*
Mortierella 118*, 123*, 124
Mucor 12*, 101*, 117, 123*
 — *rouxii* 117
 Mucorales 122, 133
Mycosphaerella 146
 Myxomycetes 105
Nectria 139*, 164
 Nectriaceae 127
Nemalion 76*, 77
 Nematinales 77
Nematochrysis 11*
 Neocallimasticaceae 168
Neocallimastix 168
Nephroselmis 90*
Neurospora 130, 137—139*, 142
 — *crassa* 136*
Nitschia 58
Nodularia 73
Nostoc 27*, 73
 Nostocales 71, 73
Ochromonas 93
Oedocephalum 127
 Oedogoniales 80, 87, 92
Oedogonium 49, 50*
 Oomycetes 105, 108, 122, 167
Olpidium 114
 — *brassicae* 114*, 134, 161
Ophiostoma ulmi 165
Oscillatoria 57, 73
 — *saneta* 60
 Oscillatoriales 71, 72
 Ostropales 175
Palmaria 77
Pandorina 42, 43*, 46, 86
Peltigera 172
Penicillium 128, 139, 160
 — *chrysogenum* 180
 Pennatophyceae 95
Peridinium 39
 — *balticum* 39
Peronospora 111
 Peronosporales 108, 164
 Pezizales 143
 Phacidiales 143

Phaeodermatium 11*
Phaeosoosporophyceae 99
Phaeothamnion 93, 94
Phallales 156
Phallus 155*
Phanerochaeta chrysosporium 181
Phoma 125*
Phycomyces 118*, 169
Phyllactinia 141*
Phyllariochloris 90*
Phyllophora 65, 76*, 77
Phytophthora 110
— *infestans* 110*, 121, 176
Pilobolus 169, 170*
Pinnularia 29*
Piptocephalus 118*
Plasmodiophora brassicae 107, 159
Plasmodiophoromycetes 107
Plasmopara viticola 101*
Platimonas 90
Platoma 51*
Plectonema 27
Pleudorina 86
Pleurastrales 89
Pleurocapsales 73
Pleurococcus 64
Podospora 138, 142
Polyblepharidaceae 90
Polyphagus euglenae 114*, 115
Polyscitalum 12*
Polysiphonia 51*, 54, 76, 78
Polytoma 8, 10
Pontosphaeria 30*
Poria 176
Porphyra 54, 55*, 57, 64, 67, 74, 75
Porphyridium 11*, 74
Prasinophyceae 85, 90
Prasiola 52, 62
Proactinomyces 12*
Prochloron 37
Prochlorothrix 69
Protosiphon 46*
Prototheca 8, 10
Pseudoanabaena 73
Pterocladia 65
Puccinia 150
— *aegopodii* 150
— *graminis* 150, 151*
— *helianthii* 150

Pyramimonas 90*
Pyrenocarpae 175
Pyronema 136
Pythium 109*
— *debaryanum* 161
Raphydonema 89
Rhabdosphaeria 30*
Rhizochloris 93
Rhizoctonia 119, 162
— *solani* 161
Rhizopus 177
Rhodymenia 78
Rhodymeniales 78
Saccharomyces 181
— *cerevisiae* 102, 135
Sarcharomycodes ludwigia 135
Saprolegnia 109*
Saprolegniales 108, 132
Sargassum 65
Scenedesmus 43*, 44, 86
Scitonema 73
Sclerotinia 119
— *sclerotiorum* 143, 144*, 170*
Scourfieldia 90*
Sincephalus 123*
Siphonocladiales 80, 87
Sordaria 137, 138, 142*
Sordariales 140
Spermatopsidae 92
Spermatosopsis 90*
Sphacellaria 47, 97, 98
Sphaeropsidales 126
Sphaerotheca 141*
Spirulina 66, 73
Stemonitales 106
Stemonites 106
Stigeoclonium 11*
Stigonema 27
Stigonematales 71, 73
Streptosporidium 12*
Synchytrium endoioticum 159
Synechococcus 61
Synura 25*, 93
Synurophyceae 93
Talaromyces 139*
Taphrinales 117, 137

Taphrina pruni 135
Teliobasidiomycetidae 148
Tetraselmis 90*
Tetraspora 46*
Tetrasporaceae 80
Thamnidium 12*, 123*, 124
Thanatephorus cucumeris 161
Torula 12*
Trachelomonas 25*
Trebouxia 171
Trentepohlia 64, 89
Trentepoliaceae 89
Trentepoliales 88, 92
Tribonema 11*, 94, 95*
Trichia 106
Trichiales 106
Trichoderma 160
— *harzianum* 182
Trichomycetes
Trichosarcina 46*
Trichothecium 12*
Ulothricaceae 80
Ulothricales 80
Ulothrix 46*, 89
Ulva 45, 46*, 54, 64, 87
Ulvales 87, 92
Ulvophyceae 85—90
Uncinula 141*
Uredinales 149, 159, 164

Uronema 89
Ustilaginales 117, 148

Valsa 164
Vaucheria 94, 95*, 96
Venturia 146
— *ineaqualis* 146*, 158
Verpa bohemica 145*
Verrucariales 175
Verticillium 116, 119, 161, 165
— *lecani* 182
Volvocales 42, 79, 86, 90, 92
Volvax 5, 42, 43*, 44, 86

Waksmania 12*

Xanthoamoebophyceae 94
Xanthocapsophyceae 94
Xanthococcophyceae 94
Xanthomonadophyceae 94
Xanthosiphonophyceae 94
Xanthotrichophyceae 94
Xylaria 142*
Xylariales 142
Zygnematales 88, 91
Zygnematophyceae 88, 92
Zygomycetes 105, 111, 122, 134, 169
Zygorrhynchus 118*

Общая

- Курс низших растений* / Под ред. М.В. Горленко. М.: Высшая школа 1981.
- Жизнь растений*. В 6 т. Т. 2: Грибы / Под ред. М.В. Горленко; Т. 3 Водоросли, лишайники / Под ред. М.М. Голлербаха. М.: Просвещение, 1976, 1977.
- Малый практикум по низшим растениям*. М.: Высшая школа, 1971.

Водоросли

- Водоросли*. Справочник / Под ред. С.П. Вассера. Киев, 1989.
- Голлербах М.М.* Водоросли, их строение, жизнь и значение. М.: изд. МОИП, 1951.
- Горбунова Н.П.* Альгология. М.: Высшая школа, 1991.
- Саут Р., Уиттик А.* Основы альгологии. М.: Мир, 1990. Пер. с англ.

Грибы

- Гарибова Л., Сидорова И.* Грибы. Энциклопедия природы России. М., 1997.
- Дудка И.А., Вассер С.П.* Грибы. Справочник миколога и грибника. Киев, 1987.
- Мюллер Э., Леффлер В.* Микология. М.: Мир, 1995. Пер. с нем.
- Черепанова Н.П.* Морфология и размножение грибов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981.

<i>Предисловие</i>	3
<i>Введение</i>	5

ЧАСТЬ I. ВОДОРΟΣЛИ

<i>Общая часть</i>	17
<i>Глава 1. Определение</i>	17
<i>Глава 2. Химический состав (молекулярный уровень организации)</i>	18
2.1. Пигменты	18
2.2. Запасные продукты	22
<i>Глава 3. Цитология водорослей (клеточный уровень организации)</i>	24
3.1. Клеточные покровы	24
3.2. Митоз	32
3.3. Хлоропласт и сопряженные с ним структуры	35
3.4. Жгутики	40
<i>Глава 4. Морфология и физиология водорослей (организменный уровень организации)</i>	42
4.1. Морфология	42
4.2. Размножение	47
4.3. Циклы развития	52
<i>Глава 5. Экология водорослей (популяционно-биоценотический уровень)</i>	57
5.1. Планктонные водоросли	58
5.2. Бентосные водоросли	62
5.3. Наземные водоросли	64
<i>Глава 6. Практическое использование водорослей</i>	64
Система водорослей	67
<i>Глава 7. Введение в систему</i>	67
7.1. Цели систематики	67
7.2. Эволюционные линии водорослей	68
<i>Глава 8. Синезеленые — красные водоросли</i>	71
8.1. Отдел Cyanophyta	71
8.2. Отдел Rhodophyta	74
<i>Глава 9. Зеленые водоросли</i>	78
9.1. Морфологическая система	79
9.2. Характеристика эволюционных линий	81
9.3. Линия хлорофитовых	85
9.4. Линия харофитовых	88
9.5. Класс Prasinophyceae	90

9.6. Эволюционное дерево низших и высших зеленых растений (Viridiplantae)	91
Глава 10. Хромофитовые водоросли	91
10.1. Отдел Chrysophyta	93
10.2. Отдел Xanthophyta	94
10.3. Отдел Bacillariophyta	96
10.4. Отдел Phaeophyta	97

ЧАСТЬ II. ГРИБЫ

Глава 11. Общая характеристика грибов	100
Глава 12. Система грибов	105
12.1. Отдел Mucoromycota	105
12.2. Отдел Heterocontae	107
12.3. Отдел Eumycota	111
Глава 13. Химический состав	112
13.1. Состав клеточной стенки	112
13.2. Запасные продукты	113
Глава 14. Строение таллома	113
14.1. Особенности строения таллома у грибов из разных классов	113
14.2. Мицелиально-дрожжевой диморфизм	116
14.3. Видоизменения мицелия	117
14.4. Гетерокариоз	120
Глава 15. Бесполое размножение грибов	122
15.1. Класс Oomycetes: переход от размножения подвижными спорами (зооспорами) к размножению неподвижными	122
15.2. Класс Zygomycetes: переход от эндогенно образующихся спор к экзогенно образующимся	122
15.3. Класс Ascomycetes: разнообразие конидий и конидиогенных структур	124
15.4. Принципы классификации несовершенных грибов	126
Глава 16. Половое размножение грибов	129
16.1. Генетика полового размножения	129
16.2. Физиология полового процесса	131
16.3. Цитология и морфология полового процесса	134
16.3.1. Класс Chytridiomycetes	134
16.3.2. Класс Zygomycetes	134
16.3.3. Класс Ascomycetes	135
16.3.4. Класс Basidiomycetes	147
Глава 17. Экология грибов	156
17.1. Типы питания грибов	156
17.2. Почвообитающие грибы	159
17.3. Грибы ксилотрофы	163
17.4. Грибы филлогланы	166
17.5. Водные грибы	167
17.6. Сычужные грибы	168
17.7. Копротрофные грибы	169
17.8. Лихенизированные грибы	171

Глава 18. Практическое значение грибов	176
18.1. Вред, приносимый грибами	176
18.2. Использование грибов в хозяйственной деятельности	177
18.2.1. Съедобные грибы	177
18.2.2. Бродильные грибы	180
18.2.3. Продуценты биологически активных веществ	180
18.2.4. Паразиты вредных организмов	182
Указатель латинских названий организмов	183
Литература	188

Учебное издание

Дьяков Юрий Таричанович

ВВЕДЕНИЕ
В АЛЬГОЛОГИЮ И МИКОЛОГИЮ

Зав. редакцией

И.И. Щехура

Редактор

Г.М. Полехова

Художественный редактор

Ю.М. Добрянская

Обложка художника

Чернецова В.А.

Технические редакторы

Н.И. Смирнова,

З.С. Кондрашова

Корректоры

Н.В. Иванова

Л.Б. Казьмина

Компьютерная верстка

С.Ю. Воронина

Изд. лиц. № 040414 от 18.04.97.

Подписано в печать 16.05.2000. Формат 60 × 90 $\frac{1}{16}$.

Бумага офс. 1. Гарнитура Таймс. Офсетная печать.

Усл. печ. л. 12,00. Уч.-изд. л. 10,53.

Тираж 1500 экз. Заказ 4207—00. Изд. № 6819

Ордена “Знак Почета” издательство

Московского университета

103009, Москва, Б. Никитская ул., 5/7.

Отпечатано с оригинал-макета заказчика в ЦТ МО
121019, Москва, Староваганьковский пер., д. 17